

# **ZEITSCHRIFT FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN UND GELEITET

VON

**CH. AUERBACH · H. BAUER · E. HADORN · A. KÜHN  
G. MELCHERS · F. OEHLKERS · F. RYAN · H. STUBBE**

**88. BAND 2. HEFT**

MIT 60 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 22. JUNI 1957)



**SPRINGER-VERLAG  
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG  
1957**

# Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre

Begründet 1908. Herausgegeben von C. Correns, V. Haecker, G. Steinmann, R. v. Wettstein, Erwin Baur u. a. Band 1—81 (1944) Berlin, Gebr. Bornträger, ab Band 82 (1948) Berlin, Springer.

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Manuskripte sind unter Berücksichtigung der besonderen Arbeitsrichtung an einen der nachstehenden Herausgeber zu senden:

*Dr. Charlotte Auerbach, Institute of Animal Genetics, Kings Buildings, West Mains Road, Edinburgh/Schottland,*

*Professor Dr. Hans Bauer, Wilhelmshaven, Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Anton-Dohrn-Weg,*

*Professor Dr. Ernst Hadorn, Zürich (Schweiz), Zoologisches Institut der Universität, Künstlergasse 16,*

*Professor Dr. Alfred Kühn, Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Spemannstraße 34,*

*Professor Dr. Georg Melchers, Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 41,*

*Professor Dr. Friedrich Oehlkers, Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzlestraße 9—11,*

*Professor Dr. F. Ryan, Dept. of Zoology, Columbia University in the City of New York, New York 27, USA,*

*Professor Dr. Hans Stubbe, Gatersleben (Bezirk Halle), Institut für Kulturpflanzenforschung.*

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophoto u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Bei den Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Von jeder Arbeit werden 75 Sonderabdrucke unentgeltlich geliefert.

Dissertationen und Habilitationsschriften werden als solche nicht in die Zeitschrift aufgenommen. Ist eine in die Zeitschrift aufgenommene Arbeit als Dissertation oder Habilitationsschrift von einer Fakultät angenommen, darf dies durch eine Fußnote vermerkt werden. Mit allen für eine Dissertations- oder Habilitationsschrift notwendigen Sonderausstattungen (besonderer Titel, Lebenslauf usw.) befaßt sich der Verlag grundsätzlich nicht, er stellt jedoch den Doktoranden bzw. Dozenten den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertations- bzw. Habilitationsexemplare.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen.

Alle Korrekturen sind an

*Professor Dr. Georg Melchers, (14b) Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 41,*

alle die Zeitschrift betreffenden geschäftlichen Mitteilungen an den

*Springer-Verlag, (17a) Heidelberg, Neuenheimer Landstraße 28—30*

zu senden.

Die geschäftsführenden Herausgeber:

*G. Melchers*

*H. Stubbe*

Berlin W 35

Reichpietschufer 20

Fernsprecher: 24 92 51

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

### FELIX BERNSTEIN †

Die moderne Genetik ist im deutschsprachigen Raum Europas entstanden: MAUPERTUIS (1745), MENDEL (1859, zuerst „wiederentdeckt“ von CORRENS in Tübingen 1899); Chromosomen, Mitose, Meiose; die Biometrik, mit der Genetik teilweise eng verquickt, mit ihrem Ursprung bei J. P. SÜSSMILCH (Berlin), der schon wenigstens ein Jahrzehnt vor 1761 das erste (wenigstens approximative)  $P$  im heutigen Sinne errechnete. Auch die Grundgleichung aller Populationsgenetik, daß sich in einer panmiktischen Population die Häufigkeit der 3 Genotypen  $AA$ ,  $Aa$ ,  $aa$  wie  $p^2:2pq:q^2$  verhalten müssen (wenn  $p+q=1$  die Allelhäufigkeiten sind), stammt von WEINBERG (Stuttgart, 1907), einige Monate später auch von HARDY gefunden. Die eigentliche mathematische Behandlung genetischer Fragen beginnt fast erst im Jahrzehnt nach Ende des 1. Weltkriegs, geknüpft an die Namen BERNSTEIN, FISHER, JENNINGS, HALDANE, ROBBINS und WRIGHT. BERNSTEIN war durch sein ausgezeichnetes mathematisches Wissen überlegen, andererseits von Beruf Mathematiker; er lehrte erstmals Biomathematik an deutschen Hochschulen, konnte sich aber stets nur nebenher mit ihr beschäftigen. Schon 1921 kannte er alle einschlägigen Arbeiten des Auslandes. Im Artikel „Variations- und Erbliehkeitsstatistik“, mit dem das „Handbuch der Vererbungswissenschaft“ begann, gab er einen Überblick, der für Kenner noch heute eine Fundgrube von Ideen darstellt, zugleich viele kritische Anmerkungen und originelle Überlegungen, die er später nirgendwo veröffentlichte. Wegen der extremen Knappheit und der kurzen, den Biologen ungewohnten mathematischen Symbolik ist dieser Aufsatz leider nie hinreichend gewürdigt worden, nicht zuletzt auch infolge vieler Druckfehler, bedingt durch Zeitnot beim Start dieses Handbuches.

FELIX BERNSTEIN wurde 1878 in Halle-Saale als Sohn des dortigen Ordinarius für Physiologie, Geheimrat JULIUS BERNSTEIN, geboren. Sein väterlicher Großvater war ein bekannter Schriftsteller gewesen, ein Großonkel mütterlicherseits Direktor der Charité in Berlin. Durch den sehr guten Mathematiklehrer F. MEYER am Stadtgymnasium in Halle wurden in BERNSTEIN wohl sein Talent wie seine Liebe zur Mathematik gefördert. Nach anfänglichem Studium bei CANTOR, dem Begründer der Mengenlehre, in Halle, ging er nach Göttingen zu HILBERT und KLEIN und wurde nach seiner Rückkehr von CANTOR auf Grund einer Dissertation über Mengenlehre zum Doktor promoviert (1901). Die Liebe zur Mengenlehre und ähnlichen abstrakten Gebieten hat ihn auch später nicht verlassen. 1938 veröffentlichte er in den Proceedings der Washingtoner Akademie einen Beweis des von CANTOR und HILBERT vermuteten Fundamentalsatzes der Mengenlehre, daß das Kontinuum (d. h. die „Anzahl“ aller Zahlen) die gegenüber der der ganzen Zahlen nächsthöhere Mächtigkeit besitze (d. h.: die  $\aleph_0$ -te Potenz von 2 ist  $\aleph_1$ ). Nach seiner Habilitation 1904 ging er nach Göttingen, wurde 1911 a. o. und 1921 o. Professor für Mathematische Statistik. Wiewohl schon sein Vater einer christlichen Kirche angehörte, mußte er 1933 Deutschland verlassen, war dann bis 1936 „Littauer“-Gastprofessor an der Columbia-Universität New York, mit Zwischenaufenthalten in Woods Hole, dann Professor für Biostatistik an der

New York- und bis 1949 an der Syracuse-University im Staate New York; 1949, als Professor emeritus der Universität Göttingen wiedereingesetzt, las er ein knappes Jahr am Statistischen Institut der Universität Rom. Er verstarb nach längerer schwerer Krankheit am 6. 12. 56 in Zürich. Unter anderem war BERNSTEIN Mitglied des Internationalen Statistischen Instituts und Ehrenmitglied der Royal Statistical Society.

Um 1920 widmete er sich zunächst der heute wieder aktuellen Frage, wieviel Erbfaktoren bei einem quantitativen Merkmal im Spiele sind. Weiter erwies er den Erbgang der 4 klassischen Blutgruppen und gab zur Schätzung der 3 Allelenhäufigkeiten (A, B, O) Formeln, die auf GAUSS' Methode des wahrscheinlichsten Wertes basierten. (FISHER hat dieses Verfahren als method of maximum likelihood propagiert.) Dann folgt die Formel zur Analyse monomerer Erbgänge beim Menschen: Sammelt man siebungsfrei behaftete Kinder normaler Eltern, so ist bei Volldominanz die Recessivenerwartung  $p = 1/4$ , und die Wahrscheinlichkeit, daß unter  $s$  Geschwistern  $i$  behaftete auftreten, gleich  $ip:(1-(1-p))^s$ . Diese einfache Formel ist denen von LENZ und der Fisherschen Schule informativ gleichwertig, überdies jener überlegen wegen genauerer Fehlerabschätzung, diesen wegen erheblicher Rechenersparnis. Gegen WEINBERGS Formel (Geschwistermethode) polemisierte BERNSTEIN mit Recht. Man verdankt ihm ferner die Klärung des Erbganges des Windungssinns der menschlichen Kopfhhaarwirbel; ob er mit seinem Erbmodus der menschlichen Stimmlagen (Baß bis Sopran) das Richtige traf, ist wohl noch unklar, weil sich sein Datenmaterial später als nicht ganz einwandfrei erwies. Die Populationsgenetik zog ihn besonders an, hier schuf er vielfach kürzere, elegantere Beweise und Lösungen. Er gab offenbar auch als erster den Beweis für die auf viele Allelenpaare erweiterte Weinberg-Hardy-Formel (1929). Weiterhin müssen Stichworte genügen: Kritik an der Zerlegung der Gesamt- in Geno- und Paravarianz; evolutorischer Effekt schwacher Selektion (die ausführliche Mitteilung konnte nicht mehr erscheinen), einfache Differenzengleichungen für die Zunahme der Homozygotie in Inzuchtfolgen und vieles andere. In der Crossing-over-Theorie JENNINGS' fand er einen wunden Punkt: Ein Chiasma kann nicht auf eine fixe, sondern nur auf eine variable Länge hin (mit einem Modalwert derselben) weitere Chiasmen unterbinden (vgl. Dissertation BENTFELDT 1933). Der Crossover-Höchstwert von rund 50 % zog ihn besonders an.

Nach 1933 mußte sich BERNSTEIN wieder der eigentlichen und angewandten Mathematik widmen. Von Mitteilungen Dritter weiß ich, daß er durch Aufdeckung einer Korrelation zwischen Augentumor und der Lebenserwartung Versicherungsgesellschaften wertvolle Unterlagen liefern konnte. — Seine Tochter MARIANNE BERNSTEIN-WIENER (Weltham, USA) ist unter anderem bekannt geworden durch verblüffende Ergebnisse — siebungsfreie Unterlagen, gesicherte Resultate — über die Abhängigkeit des natalen Geschlechtsverhältnisses beim Menschen vom Beruf der Eltern. Sie könnten erklärt werden durch starke oder schwache F- und M-Anlagen, die sich aufs Psychische und so auf die Berufswahl auswirkten.

WILHELM LUDWIG (Heidelberg)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

## UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE GATTUNG PTERIS, IM BESONDEREN DIE ZYTOLOGIE IHRER APOGAMEN FORMEN\*

Von

ILSE SCHIFFERDECKER

Mit 16 Textabbildungen

(Eingegangen am 24. Januar 1957)

### A. Einleitung

Die bei Farnen so weit verbreitete Erscheinung der Apogamie wurde schon Ende des letzten Jahrhunderts von FARLOW (1874) und DE BARY (1878) entdeckt und am Beispiel von *Pteris cretica* beschrieben. Man versteht darunter die Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Prothalliums in Abwesenheit von Archegonien und damit einer Befruchtung. An diesem apogamen Sporophyt, der die gleiche Chromosomenzahl aufwies wie sein Gametophyt, fanden sich neben sterilen Sporangien solche mit keimfähigen Sporen, die aber nicht in der für Polypodiaceen üblichen Zahl 64 im Sporangium vorlagen, sondern nach normaler Meiosis immer in der Zahl 32 gebildet wurden. Erklärungen dafür suchten ALLEN (1914) und STEIL (1919), jedoch konnte die exakte zytologische Aufklärung dieses Problems erst 1932 von DÖPP an *Aspidium remotum* und unabhängig davon zu derselben Zeit von I. MANTON (1950) an verschiedenen apogamen Pteridophyten erfolgen. Beide Autoren fanden in oft nebeneinander liegenden Sporangien verschiedene Entwicklungstypen, wobei nur die Sporangien zu einer normalen Meiosis und damit zu 32 keimfähigen Sporen führten, deren Archesporzellen auf dem 8-Zellenstadium eine unvollständige Kernteilung, eine sog. Restitutionskernbildung durchmachten. Die in der Meiosis aufgetretenen Gemini waren somit als Geschwisterchromosomen anzusehen. Kam es nicht zu einer Restitutionskernbildung und wurden wie bei normalen Farnen 16 Sporenmutterzellen ausgebildet, so waren die Meiosis unregelmäßig und die daraus resultierenden Sporen genetisch unvollständig. Dieser letztere Entwicklungstypus ist zwar für die Fortpflanzung der Art bedeutungslos, jedoch um so mehr von zytogenetischem Interesse. Die Paarungsverhältnisse in der unregelmäßigen Meiosis zeigen nämlich die wahren Homologien zwischen den Chromosomen des nur einmal vorhandenen Chromosomensatzes auf und können so in manchen Fällen beim Vergleich mit verwandten Arten einen Einblick in die herkunftsmäßige Zusammensetzung des betreffenden Genoms gewähren.

Aus der Gattung *Pteris* wurden von I. MANTON (1950) die apogamen Arten und Varietäten: *Pteris cretica*, *Pt. cretica* var. *albolineata*, var. *albolineata cristata*, var. *major* und var. *Wimsetti* zytologisch bearbeitet. Es soll nun im folgenden eine

\* Teil einer Dissertation der Naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät der Universität Freiburg i. Br.

Herrn Prof. Dr. F. OEHLKERS danke ich herzlich für die Überlassung des Themas und für sein stets förderndes Interesse an dieser Arbeit. Herrn Doz. Dr. M. BOPP bin ich dankbar für viele Anregungen und wertvolle Hilfe.

Reihe weiterer *Pteris*-Arten und Varietäten untersucht werden und bei vorhandener Apogamie deren morphologisches und zytologisches Erscheinungsbild, besonders die unregelmäßige Meiosis, Beachtung finden. Der Vollständigkeit halber wurden zwei der von I. MANTON (1950) untersuchten *Pteris cretica*-Varietäten mit einbezogen.

### B. Material und Methode

Für die Untersuchungen wurden sämtliche im Gewächshaus des Freiburger Botanischen Instituts zur Verfügung stehenden Arten und Varietäten der Gattung *Pteris* herangezogen. Die Farne wurden nach CHRISTS „Farnkräuter der Erde“ und „PAREYS Blumengärtnerei“



Abb. 1. *Pteris tripartita* (steriles Blatt) verkl.  $\frac{1}{7}$



Abb. 2. *Pteris ensiformis* var. *victoriae*, verkl.  $\frac{1}{4}$

bestimmt. Es waren die folgende 16 *Pteris*-Arten und Varietäten: *Pteris serrulata* L., *Pt. longifolia* L., *Pt. tripartita* Sw. (Abb. 1), *Pt. ensiformis* Burm. var. *victoriae* hort. (Abb. 2), *Pt. tremula*, *Pt. arguta* Ait., *Pt. biaurita* L., *Pt. quadriaurita* Retz. var. *argyraea* hort., *Pt. quadriaurita* var. *tricolor* (Abb. 3), *Pt. cretica* L. var. *Parckeri* hort., *Pt. cretica* L. var. *albolineata*, *Pt. cretica* L. var. *Wimsetti* hort., *Pt. cretica* var. *cristata*, *Pt. umbrosa* R. Br., *Pt. umbrosa* var. *juvanti* und *Pt. Rivertoniana* (Abb. 4).

Die 4 abgebildeten Arten (Abb. 1—4) waren nach den angegebenen Bestimmungsbüchern nur schlecht oder gar nicht zu identifizieren; sie wurden daher mit dem im Gewächshaus geführten Namen im folgenden ebenfalls benannt. Abbildungen der Blätter aller übrigen Farne (mit Ausnahme von *Pteris tremula*) sind bei I. SCHIFFERDECKER 1956, Dissertation der Naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät zu Freiburg zu ersehen.

Die Heranzucht der Pflanzen aus Sporen erfolgte auf einem 2%igen Agar-Agar-Nährboden mit Knopscher Nährlösung in Petrischalen von 9 cm Durchmesser. Die Aussaat und die ersten Beobachtungen wurden immer in einem Impfkasten mit UV-Licht vorgenommen. Hatten sich auf den Prothallien Sporophyte mit Primärwedel und wenigen Folgeblättern entwickelt, so wurden die jungen Farne auf sterilisierte Erde gepflanzt. Frühestens nach 8 Monaten konnten die ersten reifen Sporen geerntet werden.

Chromosomenzählungen wurden an Wurzelspitzenmitosen und an Meiosisstadien vorgenommen. Die Fixierung erfolgte dabei mit einem Alkohol-Eisessig-Gemisch im Verhältnis 3:1.

Eine 2—3tägige Fixierungsdauer war sowohl für Wurzelspitzen als auch für Sporenmutterzellen ausreichend. Zur Färbung eignete sich eine 0,5%ige Essigsäurekarminlösung, der kurz vor dem Gebrauch etwas Eisenchlorid zugesetzt wurde. Wurzelspitzen benötigten zur Anfärbung etwa 2—3 Tage. Zur Untersuchung der Meiosis wurden die Ränder der fertilen Blätter bzw. der Fiedern, die bei der Gattung *Pteris* mit Sori gesäumt sind, abgeschnitten und fixiert. Die Färbung und Herstellung der Präparate geschah dann folgendermaßen: In einen Tropfen Essigsäurekarmin auf einem Objektträger wurden  $\frac{1}{2}$ —1 cm lange Stücke der abgeschnittenen Blattränder gegeben. Die sporangien-enhaltenden Stücke wurden mit einer Metallnadel, die an ihrem Ende stecknadelkopfförmig abgerundet war, in der Farbe völlig zerstoßen und dann mit einer Präpariernadel die noch mit dem bloßen Auge sichtbaren Teile



Abb. 3. *Pteris quadriaurita* var. *tricolor*, verкл.  $\frac{1}{4}$



Abb. 4. *Pteris Rivertoniana*, verкл.  $\frac{1}{4}$

entfernt. Man war so einigermaßen sicher, keine Sporangien mit schon reifen Sporen, Indusien und Blattstücke im Farbtropfen zu haben. Das so vorbereitete Präparat wurde leicht erhitzt, mit einem Deckglas versehen und gequetscht. Die Beobachtung ganzer Sporangien und die Zählung der Sporenmutterzellen war bei Quetschpräparaten weniger günstig. Es war deshalb unumgänglich, zur Orientierung einige Schnittpreparate herzustellen. Fixiert wurde dabei mit Carnoy und Formalin-Azeto-Alkohol (nach JOHANSEN), die Herstellung der Dauerpräparate erfolgte nach ROMEIS (§§ 190, 314, 325), die Färbung mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN.

Optik: Binokulares Stativ von Seibert und Winkel-Zeiß Standard-Mikroskop, Ölimmersion 100/I,30.

Photographien: Busch-Aufsatzkamera 6×9 und Leica-Aufsatzkamera Mikas 1/3.

Zeichnungen: Zeichenarm von Zeiß-Winkel.

### C. Ergebnisse

#### 1. Die morphologische Erscheinung der Apogamie, unter besonderer Hervorhebung der dabei auftretenden Abweichungen

Von den 16 untersuchten *Pteris*-Pflanzen erwiesen sich 11 als apogam: Es waren dies: *Pteris arguta*, *biaurita*, *quadriaurita* var. *argyraea*, *quadriaurita* var.

*tricolor*, *cretica* var. *Parckeri*, *cretica* var. *albolineata*, *cretica* var. *Wimsetti*, *cretica* var. *cristata*, *umbrosa*, *umbrosa* var. *juvanti* und *Rivertoniana*.

Archegonien wurden auf den Prothallien dieser Farne nie beobachtet, Antheridien mit lebensfähigen Spermatozoiden traten dagegen bei manchen Arten oft in großer Zahl auf. Prothallien, die keine oder erst viel später eine Herzform und damit ein typisches Meristem ausbildeten, waren manchmal auf ihrer ganzen Fläche mit Antheridien bedeckt. Diese Erscheinung traf man bevorzugt in Schalen an, deren Prothallien sehr dicht beieinander lagen.

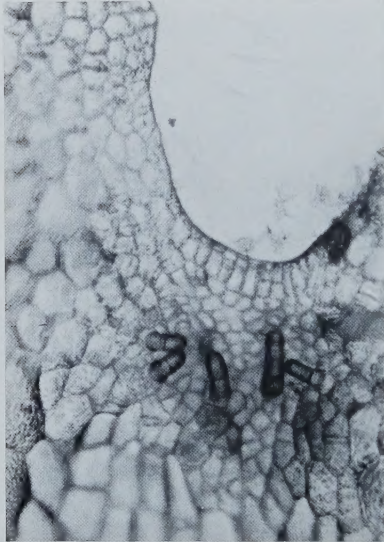


Abb. 5. Scheitelbucht mit Haaren auf der Unterseite eines Prothalliums von *Pteris umbrosa*. Vergr. 147mal

Die Entwicklung des apogamen Sporophyten auf dem Prothallium erfolgt bei allen Arten im allgemeinen nach der von FARLOW (1874) und DE BARY (1878) für *Pteris cretica* ausführlich beschriebenen Weise. Danach entwickelt sich auf der Unterseite bzw. der dem Licht abgewandten Seite des Prothalliums hinter der Bucht ein undifferenzierter Höcker und zwar an der Stelle, an der bei normalen Prothallien Archegonien angelegt werden. An diesem Höcker differenziert sich eine zweischneidige Scheitelzelle aus, durch deren Teilung das erste Blatt entsteht. Früher oder später tritt dann in räumlicher Beziehung zu diesem Blatt eine dreischneidige Stammscheitelzelle auf, die den Stammscheitel mit den weiteren Blättern liefert. Die Wurzel entwickelt sich endogen im Innern des Gewebes (DE BARY 1878) aus einer Wurzelscheitelzelle meist kurz nach Anlegung des ersten Blattes und des Stammhöckers. In bezug auf Anlage und Orientierung von Primärblatt, Sproß und Wurzel gibt es mannigfaltige Möglichkeiten, die bereits weitgehendst bei verschiedenen Farnarten beschrieben wurden (DE BARY 1878, LEITGEB 1885, FARMER und DIGBY 1907, WORONIN 1907, HEILBRONN 1910, MOTTIER 1915, WALDMANN 1928, DÖPP 1932). Es sollen deshalb nur

einige für die *Pteris*-Pflanzen als typisch befundenen Abweichungen im einzelnen dargestellt werden.

Solche Abweichungen beziehen sich 1. auf den Beginn der apogamen Embryobildung, 2. auf mißglückte Versuche einer solchen.

1. Auf herzförmigen Prothallien, deren Scheitelbucht noch einschichtig ist und noch keine Blattscheitelzelle angelegt hat, findet man manchmal auf der Unterseite ein bis mehrere mehrzellige Haare, die mit ihren kugeligen Enden einander zugeneigt sind (Abb. 5). Diese Haarbildung leitet in solchen Fällen die apogame Höckerbildung ein, so daß die Blattscheitelzelle schließlich völlig von Haaren, deren Basis sich später zu einer Schuppe verbreitern, bedeckt ist. In den meisten Fällen erfolgt jedoch die Bildung von Haaren erst sekundär, wenn das Gewebe der Scheitelbucht mehrschichtig ist und sich schon ein kleiner Höcker und eine Blattscheitelzelle herausgebildet haben. Wie schon DE BARY (1878) und FARLOW (1874) zeigten, finden sich bei der apogamen *Pteris cretica* vielfach Tracheiden im mehrschichtigen Teil des Prothalliums. Es konnte nun bei einigen *Pteris*-Arten und Varietäten festgestellt werden, daß die apogame Sprossung nicht selten von solchen Tracheidenbildungen eingeleitet wird. Die mehrschichtige Scheitelbucht, die noch keinerlei Anzeichen einer lokalen Zellvermehrung bzw. Höckerbildung

zeigt, weist dann in ihrem Innern ein- bis mehrere Tracheiden auf. Eine Induktion derselben durch die beginnende Embryobildung, wie es oft bei apogamen Prothallien zu sein scheint, die erst während der Höckerbildung Tracheiden zur Ausbildung bringen, ist also hier nicht gegeben, sondern eher das Umgekehrte.

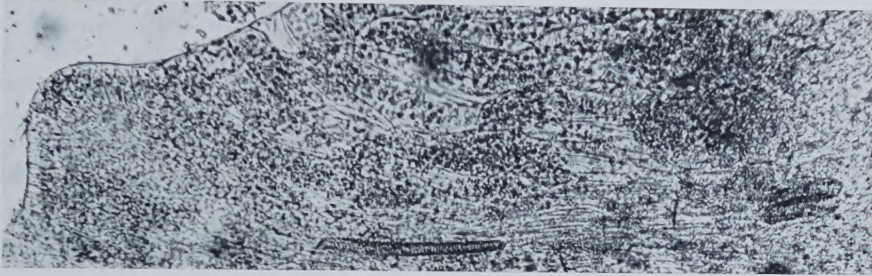


Abb. 6. Aus der Scheitelbucht des Prothalliums wächst in Beziehung zu einer Tracheide ein Fortsatz heraus. Hinten zwei weitere Tracheiden. *Pteris arguta*. Vergr. 253mal

2. Tracheidenbildung in der ein- oder mehrschichtigen Scheitelbucht braucht aber nicht unbedingt zu einer Sprossung an derselben Stelle zu führen bzw. in den häufigsten Fällen die Folge zu sein. Bei einigen *Pteris*-Arten wurden nämlich oft Tracheiden gefunden, die in bestimmter Beziehung zu einem zeitlich

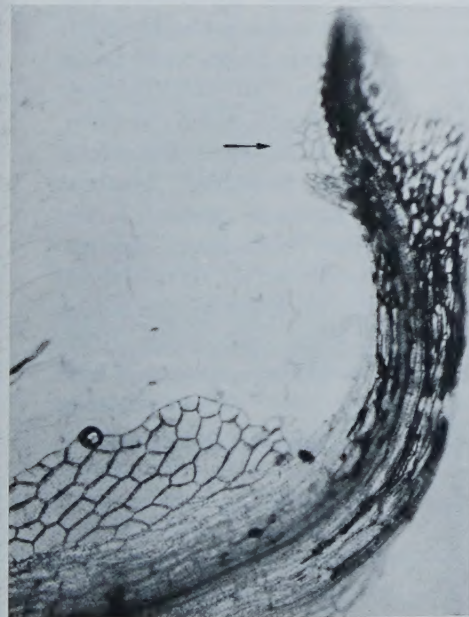


Abb. 7. Blattartiger Auswuchs aus der Scheitelbucht eines Prothalliums von *Pteris Rivertoniana*; an der Blattspreite Prothalliumzellen (Pfeil). Vergr. 54mal

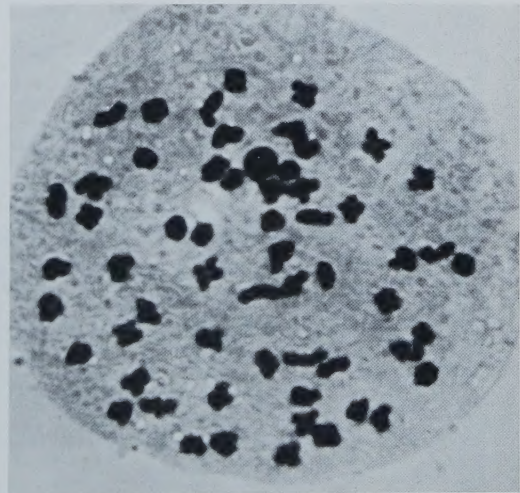


Abb. 8. *Pteris longifolia*,  $n = 58$ , Diakinese. Vergr. 2300mal

nach ihnen aus der Scheitelbucht herauswachsenden Fortsatz standen (Abb. 6). Die Zellen des einschichtigen Prothalliumgewebes sind an der Stelle, wo die möglicherweise diesen Fortsatz induzierende Tracheide liegt, oft in Richtung der Bucht langgestreckt und nur mit wenigen kleinen Chloroplasten versehen. Dies wurde auch von DÖPP (1932) an *Aspidium remotum* beobachtet. Dieser

Fortsatz, der von verschiedenen Autoren als der mißglückte Versuch einer Blattbildung gedeutet wurde, kann entweder einschichtig an seiner Spitze weiterwachsen (die Tracheiden wachsen dann in den Fortsatz hinein) oder es kommt bald zu einem Stillstand, und er verkümmert. In seltenen Fällen wurde jedoch beobachtet, daß der Fortsatz zu einem normal differenzierten Blatt auswächst (Abb. 7). Spaltöffnungen und wellige Zellwände unterscheiden sich als typische Elemente des Sporophyten deutlich von den Prothalliumzellen. Ein scharfer Übergang vom Prothallium zum Blatt ist aber dabei nicht festzustellen. Zweimal wurde sogar beobachtet, daß das normal aussehende Blatt auf einer Seite von einem schmalen, aus Prothalliumzellen bestehenden Streifen, der bis in die differenzierte Spreite hineinlief, gesäumt war (s. auch Abb. 7). Ein solches Prothallium, das mit seiner Bucht zu einem nahezu normalen Blatt ausgewachsen ist, kann auf dieser Stufe stehenbleiben oder es bildet hinter der ausgewachsenen Bucht eine wie oben beschriebene apogame Sprossung. Auch dieser Sprossung kann eine Tracheidenbildung vorausgehen. Es gibt Prothallien, bei denen die Entwicklung eines Fortsatzes neben einer normal apogamen Sprossung daran vorauszusehen ist, daß

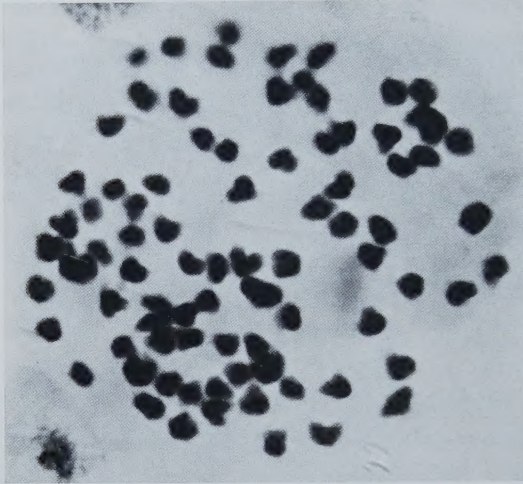


Abb. 9. *Pteris cretica* var. *albolineata*, Metaphase aus einem 8-Zellensporangium, 87 Gemini. Vergr. 2560mal

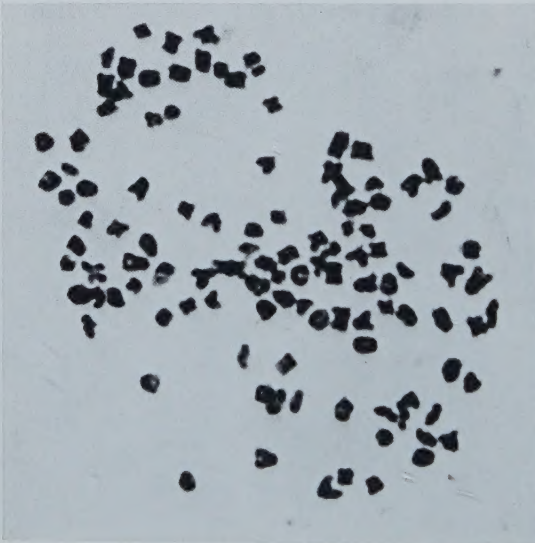


Abb. 10. *Pteris cretica* var. *Wimsetti*, Diakinese aus einem 8-Zellensporangium, 116 Gemini. Vergr. 1600mal

sich unabhängig und in einiger Entfernung voneinander gleichzeitig zwei Tracheiden bzw. Tracheidengruppen bilden (Abb. 6).

All diese Besonderheiten, die von einer normal apogamen Entwicklung abweichen, wurden bevorzugt bei überalterten Prothallien gefunden. Außerdem neigen in Dichtsaat gewachsene Prothallien gerne zu solchen Mißbildungen, was wiederum als Folge der herabgesetzten Ernährungs- und Lichtbedingungen an-

zusehen ist (CZAJA 1922). Die Trennung und der Übergang von Prothallium zu Sporophyt, der bei sexuellen Farnen durch die Zygotenbildung gegeben ist, wird hier unscharf und fließend, vor allem durch die Vorwegnahme von typischen dem Sporophyten angehörigen Elementen, wie Haare, Tracheiden und Spaltöffnungen, die erscheinen können, ohne daß die geringste Andeutung einer Embryobildung zu sehen ist.

## 2. Bestimmung von Chromosomenzahlen

Die Chromosomen wurden z. T. an Wurzelspitzen- und Prothalliummitosen, meist aber an Meiosisstadien der Sporenmutterzellen ausgezählt. Die Verwendung der Meiosis ist im allgemeinen die sicherste Methode für eine exakte Bestimmung. Da aber ein Vergleich der Chromosomenzahlen in Wurzelspitzen, Prothallien und Sporenmutterzellen bei Gleichheit der Zahl eine eindeutige Feststellung der Apogamie bedeutet, wurden bei den ersten Zählungen alle drei Möglichkeiten herangezogen. Die unten angeführten Zahlen wurden durch mehrere Zählungen an unversehrten Kernen ermittelt.

### a) Die Chromosomenzahlen der normalen *Pteris*-Arten und Varietäten

Tabelle 1

| Art                               | Chromosomenzahl        | Polyploidiegrad | Abbildungen |
|-----------------------------------|------------------------|-----------------|-------------|
| 1. <i>Pteris serrulata</i> . . .  | $n = 58$               | diploid         | Abb. 8      |
| 2. <i>Pteris longifolia</i> . .   | $n = 58$               | diploid         |             |
| 3. <i>Pteris tripartita</i> . . . | $n = 58$               | diploid         |             |
| 4. <i>Pteris ensiformis</i>       |                        |                 |             |
| var. <i>victoriae</i> . . .       | $n = 58$               | diploid         |             |
| 5. <i>Pteris tremula</i> . . .    | $n = \text{etwa } 116$ | tetraploid      |             |

zu 4.: FRIEBEL fand 1933 für *Pteris ensiformis* var. *victoriae* 64 Chromosomen. Vielleicht waren bei ihm die Diakinesenplatten nicht genügend auseinandergequetscht, so daß die Gefahr, einige doppelt zu zählen, gegeben war.

zu 5.: CALKINS fand 1897 für *Pteris tremula* 120 bis 130 Chromosomen. In obigen Untersuchungen traten jedoch keinesfalls mehr als 120 Gemini auf. Da die 4 übrigen aufgeführten Farne gleiche Chromosomenzahlen aufweisen, nämlich  $n = 58$ , ist anzunehmen, daß auch *Pteris tremula* keine andere Grundzahl besitzt und vielleicht durch eine Polyploidisierung entstanden ist.

### b) Die Chromosomenzahlen der apogamen *Pteris*-Arten und Varietäten

Tabelle 2

| Art                                                           | Chromosomenzahl | Polyploidiegrad | Abbildungen       |
|---------------------------------------------------------------|-----------------|-----------------|-------------------|
| 1. <i>Pteris arguta</i> . . . . .                             | 58              | diploid         | Abb. 9<br>Abb. 10 |
| 2. <i>Pteris biaurita</i> . . . . .                           | 87              | triploid        |                   |
| 3. <i>Pteris quadriaurita</i> var. <i>argyraea</i> . . . . .  | 87              | triploid        |                   |
| 4. <i>Pteris cretica</i> var. <i>Parckeri</i> . . . . .       | 87              | triploid        |                   |
| 5. <i>Pteris cretica</i> var. <i>albolineata</i> . . . . .    | 87              | triploid        |                   |
| 6. <i>Pteris cretica</i> var. <i>Wimsetti</i> . . . . .       | 116             | tetraploid      |                   |
| 7. <i>Pteris cretica</i> var. <i>cristata</i> . . . . .       | 116             | tetraploid      |                   |
| 8. <i>Pteris umbrosa</i> . . . . .                            | 116             | tetraploid      |                   |
| 9. <i>Pteris umbrosa</i> var. <i>juvanti</i> . . . . .        | 116             | tetraploid      |                   |
| 10. <i>Pteris Rivertoniana</i> . . . . .                      | etwa 116        | tetraploid      |                   |
| 11. <i>Pteris quadriaurita</i> var. <i>tricolor</i> . . . . . | etwa 145        | pentaploid      |                   |

zu 5., 6. und 7.: I. MANTON hat 1950 für *Pteris cretica* 58, für *Pt. cretica* var. *albolineata* etwa 90 und für *Pt. cretica* (Uganda) 120 Chromosomen angeführt.

Beim Vergleich der beiden obigen Chromosomentabellen zeigt sich die interessante Tatsache, daß gerade die apogamen Vertreter der Gattung, mit Ausnahme von *Pteris arguta*, hohe Chromosomenzahlen aufweisen, während die normalen, mit Ausnahme von *Pteris tremula*, die niederste in der Gattung *Pteris* bis jetzt gefundene Zahl von 58 besitzen. Auf eine Deutung dieser Verhältnisse soll in der Diskussion eingegangen werden.

### 3. Die zytologischen Besonderheiten bei der Sporangiumentwicklung apogamer Farne

a) **Im allgemeinen.** Die zytologischen Besonderheiten, die bei der Sporenentwicklung aller apogamen Farne auftreten, wurden von DÖPP (1932) an *Aspidium remotum* und von MANTON (1950) an verschiedenen Farngattungen weitestgehend aufgeklärt. Da bei apogamen Farnen keine Befruchtung erfolgt, befinden sich beide Generationen, Gametophyt und Sporophyt, in derselben Kernphase. Auf dem Sporophyt bilden sich Sporen, die bei den einzelnen apogamen Farnen zu äußerst verschiedenen Keimungsergebnissen führen. Ein mehr oder weniger großer Teil der Sporen ist steril; auch ihre Größe und Form sind verschieden. Während man in Sporangien normaler Polypodiaceen immer 64 gleich große Sporen findet, die aus 16 Sporenmutterzellen entstehen, enthalten Sporangien apogamer Farne entweder eine veränderliche Zahl von unregelmäßigen, meist sterilen Sporen oder Sporen, die regelmäßig und voll keimungsfähig sind und immer in der Zahl 32 im Sporangium auftreten. (Auf die Keimungsverhältnisse obiger *Pteris*-Arten soll noch eingegangen werden.)

Die frühen Stadien der Sporangiumentwicklung sind bei den apogamen Farnen bis zur 3. synchron verlaufenden Mitose der Archesporzellen, durch die das sporogene Gewebe szellig wird, vollkommen identisch mit denen bei normalen Pflanzen. Auf ein und derselben apogamen Farnpflanze, ja innerhalb eines Sorus, können auf diesem Stadium nun drei verschiedene Entwicklungsrichtungen eingeschlagen werden, die drei verschiedene Sporenmutterzelltypen zur Folge haben. Wir bezeichnen sie mit DÖPP als Typus 1, 2 und 3.

Typus 1 führt zu den 32 normal keimenden Sporen, die in der Meiosis von 8 Sporenmutterzellen entstehen. Diese 8 Sporenmutterzellen entwickeln sich direkt aus 8 Archesporzellen. Während bei normalen Farnen diese 8 Archesporzellen noch einmal eine Mitose durchmachen, ist hier die letzte prämeiotische Mitose, die zu 16 Sporenmutterzellen führen müßte, infolge einer Restitutionskernbildung unvollständig. Es entstehen nur 8 Sporenmutterzellen, die allerdings die doppelte Zahl von Chromosomen enthalten.

Die Meiosis, die sich anschließt, ist infolgedessen vollkommen regelmäßig. Jedes Chromosom paart sich mit seinem Geschwisterchromosom. Die Zahl der Gemini in der Diakinese bzw. Metaphase I ist die gleiche wie die Anzahl der Chromosomen im Sporophyt, aber nicht die Hälfte wie bei normalen Farnen.

Typus 2 leitet sich von Typus 1 ab. Im Gegensatz zu Typus 1 werden hier im Anschluß an die unvollständige Kernteilung Zellwände meist in Beziehung zur unregelmäßigen, oft gelappten Form der Kerne angelegt. Es erfolgt dann zwar eine vollständige Zellteilung, aber eine unregelmäßige Verteilung der Chromosomen. Die in der Anaphase nicht getrennten Chromosomen gelangen dabei in die gleiche Zelle. Die Meiosis in diesen ungleich großen Sporenmutterzellen ist infolgedessen auch bei diesem Typus normal, da sich jeweils Geschwisterchromosomen paaren. Die Zahl der Gemini ist jedoch in den einzelnen Sporenmutterzellen verschieden, je nach Verteilung der Chromosomen in der vorausgegangenen Mitose. Nicht alle 8 Archesporzellen werden auf diese Weise unregelmäßig verteilt; die Zahl der Sporenmutterzellen in Sporangien ist deshalb recht verschieden, im Höchstfalle 16. Die Sporen sind unregelmäßig und genetisch unvollkommen mit Ausnahme derer, die aus nicht-verteilten, also dem Typus 1 angehörigen Sporenmutterzellen, hervorgegangen sind.

Typus 3 zeigt die Entwicklung von 16 gleich großen Sporenmutterzellen wie bei normalen Farnen. Im Gegensatz zu Typus 1 und 2 läuft die letzte prämeiotische Mitose vollständig und normal ab, die Trennung der Spalthälften wird durchgeführt. Die Meiosis dieser 16 Sporenmutterzellen ist aber unregelmäßig und oft unvollständig, da viele Chromosomen keinen Partner finden. Trotzdem kann je nach der Art eine mehr oder weniger große Zahl von Bivalenten und vereinzelt auch Multivalenten auftreten. Die Verteilung der Chromosomen in der 1. meiotischen Teilung ist deshalb immer unregelmäßig. Die Sporen sind in ihrem Gengehalt verschieden und haben für die Fortpflanzung der Art meist keine Bedeutung.

Die zytologischen Besonderheiten bei der Sporangiumentwicklung.

b) Bei *Pteris*-Arten und Varietäten. Die zytologischen Verhältnisse bei der Sporenentwicklung, d. h. die Verteilung der einzelnen Typen und die Paarungsverhältnisse in der Meiosis von 16-Zellensporangien (Typus 3) sollen nun bei allen apogamen *Pteris*-Arten im einzelnen erläutert werden. Zur Feststellung der drei Typen, die sich in der Zahl und auch in der Form der einzelnen Sporenmutterzellen unterscheiden, wurden zunächst Schnittpräparate herangezogen. Bei nicht zu kleiner Schnittdicke bleiben die Sporenmutterzellen als Ganze erhalten, so daß eine Zählung gut durchgeführt werden konnte. Aber auch bei der Durchsicht von genügend vielen Quetschpräparaten kann

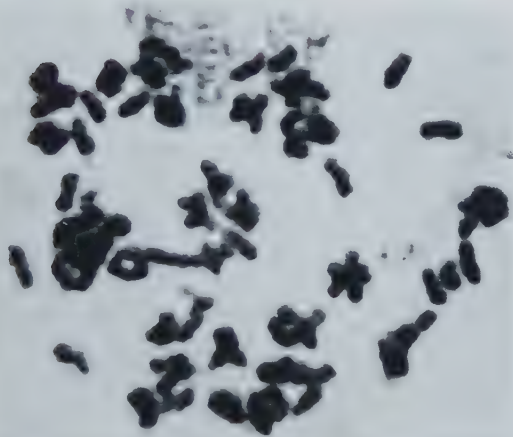


Abb. 11. *Pteris quadriaurita* var. *argyraea*, Diakinese aus einem 16-Zellensporangium. 87 Chromosomen: Etwa 26 Univalente, 26(?) Bivalente 3, Trivalente. Vergr. 2500mal



Abb. 12. Zeichnung zu Abb. 11. Vergr. 2000mal. Univalente: weiß, Bivalente: schwarz, Trivalente mit o versehen

man über die Typenverteilung eine Aussage machen, da die Sporenmutterzellen oft im Verbande liegen bleiben und so zählbar sind.

**Ergebnisse.** *Pteris arguta*. 58 Chromosomen. An Schnittpräparaten (5  $\mu$ -Schnittdicke) konnten in Sporangien immer nur 8 Sporenmutterzellen angetroffen werden. In Form und Größe waren sie einander gleich. In Meiosisstadien gab es immer nur gepaarte Chromosomen. Ihre Zahl wurde an Quetschpräparaten bestimmt; es waren 58 Gemini. Da niemals 16 Sporenmutterzellen festgestellt wurden und in der Meiosis nie unregelmäßige Paarung auftrat, ist anzunehmen, daß Typus 3 vollkommen fehlt oder so selten vorkommt, daß eine Beobachtung unwahrscheinlich ist. Typus 2 konnte ebenfalls nicht angetroffen werden. Die Sporangiumentwicklung wird demnach bei dieser Art ausschließlich in der für Typus 1 beschriebenen Weise vollzogen. In reifen Sporangien finden sich deshalb immer und in allen Sori 32 gleich große, normal geformte und normal keimende Sporen.

*Pteris biaurita*. 87 Chromosomen. Von dieser Art wurden nur Quetschpräparate angefertigt. 8-Zellensporangien (Typus 1) waren so stark vorherrschend, daß man Typus 3 nur sehr selten fand (etwa 1%). Eine genaue, eindeutige Beobachtung der Paarungsverhältnisse in der Meiosis der 16-Zellensporangien war deshalb nicht möglich. Die 8-Zellensporangien zeigen in der Meiosis 87 Bivalente. Es entstehen daraus 32 voll keimungsfähige Sporen.

*Pteris quadriaurita* var. *argyraea*. 87 Chromosomen. Quetschpräparate dieser Art enthalten neben Typus 1 Typus 3, von denen letzterer, also die 16-Zellensporangien, etwas überwiegt. Typus 2 findet man selten. Die Paarung der Chromosomen in der Meiosis von 16-Zellensporangien ist unregelmäßig; jedoch konnte beobachtet werden, daß die Zahl der vorkommenden Uni-, Bi- und Trivalente bei verschiedenen Sporenmutterzellen verschiedener Sporangien und Sori annähernd gleich ist. Die Zahl der Univalenten schwankt zwischen 24 und 27, die der Bivalenten von 26 bis 28 und die der Trivalenten von 2 bis 3 (Abb. 11 und 12).

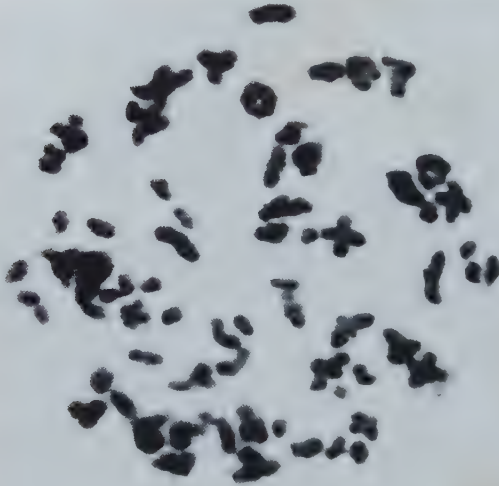


Abb. 13. *Pteris cretica* var. *Wimsetti*, Diakinese aus einem 16-Zellensporangium, 116 Chromosomen, etwa 27 Univalente, 39 Bivalente, 1 Trivalent und 2 Multivalentgruppen. Vergr. 2500mal

*Pteris cretica* var. *Parckeri*. 87 Chromosomen. Die Restitutionskernbildung (Typus 1) ist hier umgekehrt wie bei der letzten Art etwas in Überzahl. Typus 2 ist ebenfalls selten. Für die Untersuchung der Paarungsverhältnisse in der Meiosis der 16-Zellensporangien ist diese Pflanze ein äußerst ungünstiges Objekt. Die Quetschung konnte nie so durchgeführt werden, daß eine genaue Beobachtung und Zählung möglich war. Eine ungefähre Zählung zeigte jedoch, daß Univalente stark überwiegen.

*Pteris cretica* var. *albolineata*. 87 Chromosomen. 16-Zellensporangien (Typus 3)

sind bei dieser Varietät selten, ebenfalls Typus 2. Meist findet man normale Diakinesen und Metaphasen I, die aus der Restitutionskernbildung hervorgegangen sind. Die Paarungsverhältnisse in den Sporenmutterzellen von Typus 3 konnten nur an 6 einigermaßen brauchbaren Metaphasenplatten gedeutet werden. Das Verhältnis der Uni- und Bivalenten ist aber auch hier nahezu konstant. Man zählt etwa 24 bis 29 Bivalente und etwa 29 bis 36 Univalente.

*Pteris cretica* var. *Wimsetti*. 116 Chromosomen. I. MANTON (1950) hat bereits eine tetraploide *Pteris cretica* (var. *Wimsetti*) auf ihre apogamen Erscheinungen hin untersucht. Sie fand im Vergleich zu *Pteris cretica* var. *albolineata*, die sie ebenfalls bearbeitet hat, in der Meiosis von 16-Zellensporangien „fewer unpaired chromosomes and more multivalents“. An Hand von mehreren geglückten Diakinesen- und Metaphasen I-Präparaten konnte allerdings festgestellt werden, daß die Univalenten stark vertreten sind. Ihre Zahl beträgt mindestens 25, im Höchsfalle 28 bis 30. Es ist auffallend, daß die Zahl 29, die ja die Grundzahl der Pteris-Arten darstellt, hier annähernd als Zahl der ungepaarten Chromosomen erreicht wird. Bivalente treten in ähnlicher Zahl auf; es konnten etwa 30 bis 39 Gemini in mehreren zur Untersuchung herangezogenen Diakinesen- und Metaphasen-

platten festgestellt werden. Trivalente bzw. Multivalente sind seltener. Nur in einem Präparat konnten 5 Trivalente gefunden werden. In einem andern schienen neben einem Trivalent 2 Multivalentgruppen vorzuliegen (Abb. 13). Es handelt sich dabei wahrscheinlich um Quadrivalente. Typus 3 ist bei dieser Art zu etwa 50% vorhanden. Die Restitutionskernbildung (Typus 1) wird neben dem hier öfters auftretenden Typus 2 häufig angetroffen, nämlich zu etwa 30%. Bei Typus 1 findet man erwartungsgemäß 116 Gemini.

*Pteris cretica* var. *cristata*. 116 Chromosomen. Diese Art unterscheidet sich von der vorigen durch die große Zahl von Univalenten in den Sporenmutterzellen vom Typus 3. In verschiedenen Sporenmutterzellen wurden 45 bis 58 Univalente gezählt. Im übrigen fanden sich Bivalente, deren Zahl von 29 bis 36 schwankte. Multivalente konnten nicht eindeutig festgestellt werden. Die beiden obigen Varianten von *Pteris cretica* unterscheiden sich also deutlich durch ihre Paarungserscheinungen in 16-Zellensporangien und somit auch vermutlich in der herkunftsmäßigen Zusammensetzung ihrer tetraploiden Chromosomensätze. Typus 1 und 2 finden sich in ähnlichem Verhältnis wie bei *Pteris cretica* var. *Wimsetti*.

*Pteris umbrosa*. 116 Chromosomen. Die Paarungsverhältnisse in der Meiosis von Typus 3 sind bei diesem Farn ähnlich wie beim vorigen, konnten aber eindeutiger bestimmt werden. Die Zahl der Univalenten betrug in vielen Diakinesen und Metaphasen stets nahezu 58. Bivalente waren ungefähr halb so viel vorhanden; Multivalente wurden jedoch nur in einem Falle und zwar in Form eines Quadrivalents beobachtet. 16-Zellensporangien sind wesentlich häufiger als 8-Zellensporangien; Typus 2 ist zu etwa 10% vertreten.

*Pteris umbrosa* var. *juvanti*. 116 Chromosomen. Diese Varietät unterscheidet sich morphologisch nur durch wenige unwesentliche Merkmale von *Pt. umbrosa*. Die einzelnen Fiedern der Blätter sind etwas breiter und heller in der Farbe. Die unregelmäßige Meiosis der 16-Zellensporangien ist in ihren Paarungsverhältnissen nicht verschieden von der von *Pt. umbrosa*. Der einzige Unterschied, der festgestellt werden konnte, war eine andere Verteilung der einzelnen Typen. Im Gegensatz zum obigen Farn überwiegen hier die 8-Zellensporangien, während Typus 3 neben wenig vorkommendem Typus 2 in Minderzahl ist.

*Pteris Rivertoniana*. 116 Chromosomen. Trotz morphologischer Verschiedenheit von *Pt. umbrosa* und *Pt. cretica* var. *cristata* sind die chromosomalen Verhältnisse in der Meiosis von 16-Zellensporangien ähnlich. Man findet eine große Zahl von ungepaarten Chromosomen, die meist über 50 beträgt; das übrige sind Bivalente. Trivalente wurden nur selten angetroffen. Das Bild der unregelmäßigen Meiosis ist auch hier wieder in verschiedenen Sporenmutterzellen ähnlich. Bemerkenswert ist das äußerst seltene Vorkommen von 8-Zellensporangien; in mehr als 100 Präparaten konnte ein solches nur 2mal angetroffen werden. Typus 2 trat dagegen öfters auf. Die Chromosomenzahl mußte an Wurzelspitzen und Prothallien genauer nachgeprüft werden.

*Pteris quadriaurita* var. *tricolor*. Etwa 145 Chromosomen. Diese pentaploide Form weist hauptsächlich Typus 3 auf. 8-Zellensporangien sind nur zu etwa 1% vorhanden. Die Zahl der Univalenten in der Meiosis von Typus 3 schwankt zwischen 101 und 109, die der Bivalenten zwischen 17 und 22. Das Auftreten von Multivalenten konnte nicht eindeutig festgestellt werden.

a) Keimung der normalen *Pteris*-Arten

Tabelle 3

|                                       | %    |                                                     | %    |
|---------------------------------------|------|-----------------------------------------------------|------|
| 1. <i>Pteris longifolia</i> . . . . . | 90,3 | 4. <i>Pteris ensiformis</i> var. <i>victoriae</i> . | 71,7 |
| 2. <i>Pteris tremula</i> . . . . .    | 89,7 | 5. <i>Pteris serrulata</i> . . . . .                | 56,9 |
| 3. <i>Pteris tripartita</i> . . . . . | 87,5 |                                                     |      |

b) Keimung der apogamen *Pteris*-Arten

Tabelle 4

|                                                     | Keimung<br>in % | Typus 1<br>in % | Chromosomen-<br>zahl |
|-----------------------------------------------------|-----------------|-----------------|----------------------|
| 1. <i>Pteris cretica</i> var. <i>albolineata</i> .  | 66,4            | < 100           | 87                   |
| 2. <i>Pteris arguta</i> . . . . .                   | 62,1            | < 100           | 58                   |
| 3. <i>Pteris cretica</i> var. <i>Parckeri</i> . .   | 38,0            | < 75            | 87                   |
| 4. <i>Pteris biaurita</i> . . . . .                 | 32,5            | < 75            | 87                   |
| 5. <i>Pteris quadriaurita</i> var. <i>argyraea</i>  | 29,9            | > 50            | 87                   |
| 6. <i>Pteris cretica</i> var. <i>cristata</i> . . . | 24,8            | > 50            | 116                  |
| 7. <i>Pteris umbrosa</i> var. <i>juvanti</i> . .    | 23,7            | > 50            | 116                  |
| 8. <i>Pteris umbrosa</i> . . . . .                  | 16,7            | < 50            | 116                  |
| 9. <i>Pteris cretica</i> var. <i>Wimsetti</i> . .   | 16,2            | < 50            | 116                  |
| 10. <i>Pteris Rivertoniana</i> . . . . .            | 6,4             | < 10            | 116                  |
| 11. <i>Pteris quadriaurita</i> var. <i>tricolor</i> | 2,5             | < 10            | 145                  |

4. Keimungsverhältnisse der normalen und der apogamen *Pteris*-Arten

Nicht nur die zytologische Untersuchung der Sporangiumentwicklung und der Sporenmutterzellen, die bei apogamen Farnen in charakteristischer Weise verändert sind, läßt die Apogamie und die dabei auftretenden Entwicklungstypen erkennen, vielmehr gibt auch schon die Betrachtung der Keimung ungefähren Aufschluß über die zytologischen Eigenschaften des betreffenden Farns. Zur Erkennung der Apogamie ist es allerdings nötig, vor der Aussaat die reifen, noch nicht entleerten Sporangien zu untersuchen. Findet man in ihnen ausnahmslos 64 gleich große Sporen, so ist eindeutig, daß es sich um einen normalen Farn handelt. Enthalten Sporangien dagegen 32 gleich große oder eine unregelmäßige Zahl von verschieden geformten oft degenerierenden Sporen, so kann mit großer Sicherheit ausgesagt werden, daß die Pflanze apogam ist. Die Beobachtung und Zählung der ausgesäten und gekeimten bzw. nicht gekeimten Sporen zeigt dann die ungefähre Verteilung der einzelnen Typen an: Apogame Farne, die in ihren Sporangien nur oder hauptsächlich Restitutionskernbildung, also Typus 1, aufweisen, unterscheiden sich in ihrem Keimungsverhalten in keiner Weise von normalen Arten. Der Keimungsanteil kann manchmal sogar noch höher liegen als bei sexuellen Formen, z. B. bei der apogamen *Pt. arguta* und *Pt. cretica* var. *albolineata*. Weist dagegen die apogame Pflanze ausschließlich oder vorwiegend 16-Zellensporangien, also Typus 3, oder auch Typus 2 auf (letztere beide kann man allerdings im Sporenmaterial nicht voneinander unterscheiden), so ist der Keimungsprozentsatz sehr niedrig. Die vorstehenden Tabellen 3 und 4 sollen die Keimungsverhältnisse bei normalen und apogamen *Pteris*-Arten wiedergeben. Die Prozentzahlen wurden aus etwa 500 bis 1000 Sporenzählungen ermittelt.

Vergleicht man die obigen Keimungszahlen der Apogamen mit der Rubrik der Verteilung von Typus 1, so findet man eine deutliche Übereinstimmung: *Pteris*-Arten, die vorwiegend Typus 1, also Restitutionskernbildung, aufweisen,

zeigen einen großen Keimungsanteil, solche mit überwiegend Typus 3, also 16-Zellensporangien, dagegen einen kleinen.

Die obigen Prozentsätze für die einzelnen Pflanzen wurden an mehreren Aussaaten von verschiedenen Pflanzen der gleichen Art ohne große Abweichung gefunden, so daß man auf Grund dieser Keimungsbestimmung schließen darf, daß die Typenverteilung, die zytologisch-technisch schwieriger an einem gleich großen Material festzustellen wäre, für die bestimmten Arten und Varietäten eine annähernd konstante ist.

##### 5. Ausbildung der Sporen im 16-Zellensporangium und die Möglichkeit ihrer Keimung

Untersucht man in Quetschpräparaten Entwicklungsstadien von Sporen aus Sporangien von Typus 3, so ist das Bild sehr mannigfaltig. Die jungen Sporen zeigen deutlich, daß sie aus einer Zufallsverteilung hervorgegangen sind. Wir

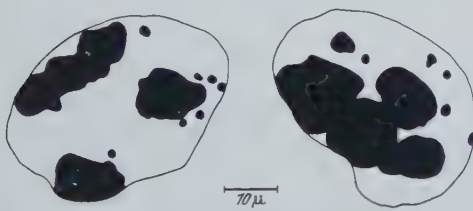


Abb. 14. Vielkernige Sporen aus einem 16-Zellensporangium von *Pteris umbrosa* var. *juveni*

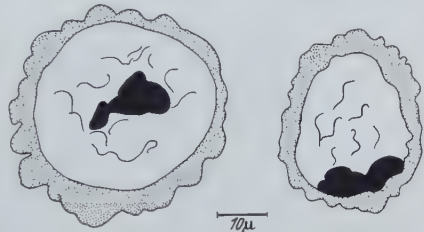


Abb. 15. Sporen aus einem 16-Zellensporangium, deren Kerne verschmelzen. *Pteris quadriaurita* var. *tricolor*

finden Sporen, deren Zusammengehörigkeit zur Tetrade noch zu erkennen ist, deren Kerne jedoch mehr oder weniger ungleich sind. Zwergkerne, die in Ein- oder Mehrzahl zusätzlich zum normalen Kern in der Spore vorliegen, sind durch das Liegenbleiben von Einzelchromosomen oder ganzen Chromosomenverbänden entstanden. Solche Chromosomenabgliederungen können aber auch Pentaden, Hexaden, Heptaden, Oktaden usw. zur Folge haben, vorausgesetzt, daß größere Kernpartien liegengeblieben sind. Nicht immer werden allerdings infolge Vielkernbildung solche Polyaden gebildet. Nach den unregelmäßigen, meiotischen Kernteilungen unterbleiben manchmal die entsprechenden Zellteilungen, so daß eine meist 4- oder mehrkernige Einzelspore entsteht. In Abb. 14 sind zwei dieser Großsporen mit mehreren großen und Zwergkernen zu sehen. Wie die linke zeigt, kann eine der beiden meiotischen Teilungen unvollständig sein (in diesem Falle wahrscheinlich die zweite), so daß weniger als 4 Kerne resultieren. Letztere Erscheinung, nämlich das Vorkommen 3-, 2- oder 1-kerniger Sporen an Stelle von Tetraden wird in 16-Zellensporangien häufig angetroffen. 3-, 2- und 1-kernige Sporen verdanken aber ihre Entstehung nicht nur unvollständigen Kernteilungen, sondern können auch sekundär durch nachträgliche Kernfusion im Anschluß an die normale Kernteilung entstehen. In Abb. 15 trifft man Monaden an, deren Kerne als verschmolzen angesehen werden können bzw. gerade dabei sind zu verschmelzen. Der Effekt ist derselbe wie bei der unvollständigen Kernteilung, nämlich die Wiedervereinigung des ein- oder zweimal geteilten Genoms. Findet in der Metaphase I keine Teilung der Univalenten, sondern nur eine Verteilung derselben statt (wie das zytologische Bild oft zeigt), und erfolgt anschließend eine unvollständige Kernteilung, so ist das Genom in seinem Ausgangszustand



Dieses Beispiel zeigt, daß eine apogame *Pteris*-Art zur Sicherung ihrer Fortpflanzung nicht allein auf die prämeiotische Restitutionskernbildung, also auf Typus 1, angewiesen ist, sondern daß in Ausnahmefällen auch Sporen aus 16-Zellensporangien für eine wenn auch in einem sehr geringen Prozentsatz erfolgende Keimung in Frage kommen. Die in Sporenmutterzellen während der Meiosis ablaufende unvollständige Kernteilung, die zur Monadenbildung und damit zu Großsporen führt, zeigt also denselben Effekt wie die prämeiotische Restitutionskernbildung, aus der 8-Zellensporangien hervorgehen. Sie kommt nach den vorliegenden Beobachtungen nicht gesetzmäßig und nur sehr selten vor und ist deshalb auch nur für Pflanzen, die nie oder selten Typus 1 aufweisen, von einiger Bedeutung. Leider konnten Prothallien, die aus gekeimten Großsporen hervorgingen, in ihrer Weiterentwicklung nicht einzeln verfolgt werden.

Auch bei *Pt. umbrosa* und *Pt. quadriaurita* var. *tricolor* wurden wenige keimende Großsporen festgestellt.

#### 6. Abhängigkeit der Zellgröße bei Prothallien vom Polyploidiegrad des entsprechenden Farns

Die vielfach gefundene Regel, daß mit der Zunahme der Chromatinmasse bzw. der Erhöhung der Zahl der Chromosomensätze auch die Zellgröße zunimmt (SCHWANITZ 1953), konnte an Prothallien der untersuchten *Pteris*-Arten bestätigt werden. Man kann dabei eine allmähliche Vergrößerung der Zellen beobachten, die jedoch oft gerade im umgekehrten Verhältnis zur Gesamtgröße des entsprechenden Prothalliums steht. Auch I. MANTON (1950) konnte diese Beziehung bei einer polyploiden Serie von *Osmunda* finden.

### D. Besprechung der Ergebnisse

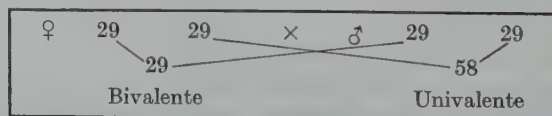
Bei der Frage nach der Herkunft und den Verwandtschaftsverhältnissen verschiedener Farn-Arten und Varietäten ist die Apogamie mit ihren besonderen zytologischen Erscheinungen, wie sie bei Farnen so weit verbreitet auftritt, ein brauchbares Hilfsmittel. Das Studium der Paarungsverhältnisse in der Meiosis von solchen apogamen Farnen, die in ihren Sori zum großen Teil 16-Zellensporangien (Typus 3) aufweisen, ermöglicht zwar keine direkte Aussage über den Ursprung und die Zusammensetzung des entsprechenden Genoms (denn dies könnte nur durch zahlreiche Kreuzungsexperimente in verschiedenen Richtungen oder wegen der großen Anzahl von Chromosomen eine nicht mögliche Pachytänanalyse ermittelt werden); es läßt jedoch zum Teil erkennen, ob der Chromosomensatz polyploider Arten durch einfache Verdoppelung, also autopolyploid, oder durch eine Bastardierung und das Zusammentreffen von nicht oder nur teilweise homologen Genomen, also allopolyploid, entstanden ist.

Eine Pflanze mit der Grundzahl 29, die der polyploiden Reihe der Gattung *Pteris* zugrunde liegt, konnte bis jetzt noch nicht gefunden werden. Das Vorkommen von triploiden ( $3 \times 29$ ) und pentaploiden ( $5 \times 29$ ) Formen, sowie das Erscheinen der Zahl 29 oder einem 29 angenäherten Wert als Zahl der Uni- oder Bivalenten in der Meiosis von 16-Zellensporangien und ebenfalls die Tatsache, daß diploide Arten mit der Chromosomenzahl 58 auch apogam sein können (I. MANTON 1950, bei *Pt. cretica*) und in ihren 16-Zellensporangien Unregelmäßigkeiten aufweisen, sind Hinweise genug, die für die Grundzahl 29 sprechen.

In den obigen Untersuchungen stand leider eine diploide apogame *Pteris*-Art, die 16-Zellensporangien aufweist (wie sie I. MANTON 1950 in *Pteris cretica* untersucht hat) nicht zur Verfügung. Die diploide *Pteris arguta* zeigt ausschließlich 8-Zellensporangien. Da I. MANTON bei *Pteris cretica* Unregelmäßigkeiten in der Meiosis der 16-Zellensporangien fand, nahm sie an, daß diese diploide Form eine Hybride darstellt, die durch Kreuzung zweier verwandter Spezies mit nicht vollkommener Homologie ihrer Chromosomensätze entstanden ist. Diese Annahme wird in den obigen Untersuchungen gestützt durch das Auftreten von etwa 29 Univalenten in der Meiosis von 16-Zellensporangien verwandter Arten, nämlich bei der apogamen triploiden *Pt. cretica* var. *albolineata* und der tetraploiden *Pt. cretica* var. *Wimsetti*. Daß jedoch nicht jede im Gametophyten diploide *Pteris*-Art apogam zu sein braucht, auch wenn sie durch Hybridation entstanden wäre, zeigt eine Reihe von diploiden *Pteris*-Arten, die sich normal, d. h. sexuell, fortpflanzen. Es sind dies *Pteris serrulata*, *longifolia*, *tripartita* und *ensiformis* var. *victoriae*. Ob diese durch Hybridation von zwei monoploiden<sup>1</sup> Formen mit anschließender Chromosomenverdoppelung (wenn ihre beiden Chromosomensätze nicht homolog waren) oder durch Hybridation von zwei diploiden Formen mit anschließender normaler Paarung entstanden sind oder schließlich durch eine Polyploidisierung ohne vorausgehende Bastardierung, konnte nur bei *Pt. serrulata* in einem Kreuzungsversuch (I. SCHIFFERDECKER 1956, Dissertation unveröffentlicht) mit der apogamen *Pt. umbrosa* entschieden werden. Dort fanden sich in der Meiosis der 16-Zellensporangien des Bastards nur etwa 30 Bivalente, die aus dem Chromosomensatz des ebenfalls zytologisch untersuchten Vaters stammten. Würde unter den 58 mütterlichen (*serrulata*-)Chromosomen eine Homologie bestehen, müßten im Bastard entsprechend mehr Bivalente auftreten. Man darf deshalb annehmen, daß die 58 Chromosomen der sexuellen *Pteris serrulata* aus zwei nicht homologen Chromosomensätzen zusammengesetzt sind, was wahrscheinlich die Folge einer Bastardierung ist. Durch eine einmalige Polyploidisierung, entsprechend der Polyploidisierung bei *Primula Kewensis* (PELLEV und DURHAM 1916), konnte dann der Bastard stabil werden und sich fortan sexuell fortpflanzen.

Für die Entstehung der tetraploiden, apogamen *Pteris*-Arten können mehrere Möglichkeiten in Betracht gezogen werden:

1. Die Hybridation von zwei sexuellen, diploiden, in ihren Chromosomensätzen nur teilweise homologen Arten. Für diese Annahme würde das verhältnismäßig seltene Vorkommen von Multivalenten sprechen, die mit Sicherheit nur bei *Pteris cretica* var. *Wimsetti* in der Meiosis von 16-Zellensporangien festgestellt wurden. Bivalente und Univalente treten dagegen regelmäßig auf und konnten bei allen 4 untersuchten tetraploiden *Pteris*-Arten in für jede Art nahezu konstanter Zahl gefunden werden. *Pt. umbrosa* besitzt z. B., wie in den obigen Ausführungen gezeigt wurde, etwa 58 Univalente und etwa 29 Bivalente. Nach der angenommenen Bastardierung stehen sich also folgende Chromosomensätze gegenüber:



<sup>1</sup> Als monoploid wird die hypothetische Chromosomenart bezeichnet, die die Grundzahl der polyploiden *Pteris*-Reihe, nämlich 29 Chromosomen, besitzt.

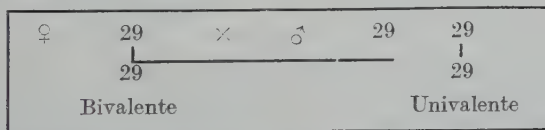
Danach hätten sich also nur je die Hälfte der väterlichen und mütterlichen Chromosomen gepaart. Diese teilweise Allopolyploidie läßt darauf schließen, daß die Eltern des apogamen Farns nur zur Hälfte „miteinander verwandt“ bzw. nur die halben Chromosomensätze identisch sind.

2. Die Hybridation einer sexuellen, diploiden mit einer apogamen, diploiden Pflanze. Diese Möglichkeit ist für *Pteris cretica*-Varietäten deshalb sehr nahelegend, da in *Pt. serrulata* eine den *cretica*-Arten verwandter, sexueller, diploider und in *Pt. cretica* ein apogam, diploider Farn existiert. Obiges Kreuzungsschema würde auch dafür zutreffen.

3. Verdoppelung der Chromosomenzahlen durch zweimalige prämeiotische Restitutionskernbildung, wie es I. MANTON (1950) bei der diploiden *Pt. cretica* fand und als Ursache für die Entstehung der tetraploiden *Pt. cretica* (Uganda) annahm. Da jedoch bei den obigen untersuchten tetraploiden Varietäten weniger Quadrivalente beobachtet wurden als bei zweimaliger Restitutionskernbildung angenommen werden müßte, ist diese Möglichkeit kaum in Erwägung zu ziehen.

Da es morphologisch verschiedene tetraploide *Pteris*-Varietäten gibt, die ähnliche Paarungsverhältnisse in ihren 16-Zellensporangien aufweisen, muß angenommen werden, daß sie aus verschiedenen Kreuzungen mit je einem oder sogar zwei verschiedenen Elternteilen stammen, oder daß ihre morphologische Verschiedenheit sekundär durch Genmutationen aufgetreten ist. (I. MANTON 1950, nimmt diese Möglichkeit für einige *Cyrtomium*-Varietäten an.)

Bei den triploiden Formen ist eine Hybridation die wahrscheinlichste Entstehungsmöglichkeit. Sexuelle, triploide *Pteris*-Arten wurden bis jetzt nicht gefunden. Für die triploide, apogame *Pt. cretica* var. *albolineata* nimmt I. MANTON eine Bastardierung zwischen der diploiden, apogamen *Pt. cretica* und einer verwandten Form an. Dies konnte auch in den obigen Untersuchungen an 16-Zellensporangien bestätigt werden: Man findet in der Meiosis von *Pt. cretica* var. *albolineata* als konstante Erscheinung etwa 29 Univalente und etwa 29 Bivalente. Folgende Kreuzung wäre also denkbar:



Den Paarungsverhältnissen gemäß könnte diese Kreuzung durch eine Rückkreuzung einer allopoliploiden Form mit einem ihrer Eltern zustande gekommen sein.

Für die Entstehung der pentaploiden *Pt. quadriaurita* var. *tricolor* kann wohl nur eine Kreuzung zwischen einer apogamen, triploiden (da keine sexuellen Triploide bekannt sind) und einer diploiden, sexuellen Form in Frage kommen. Man findet in der Meiosis von 16-Zellensporangien über 100 ungepaarte Chromosomen, was darauf hinweist, daß nur wenig Homologie zwischen den beiden Genomen besteht, daß aber das Erbgut der beiden Eltern soweit harmonierte, daß es trotzdem zu einer Bastardierung kommen konnte. Dieselbe Erscheinung trat auf bei einer Kreuzung (I. SCHIFFERDECKER 1956, Dissertation unveröffentlicht) zwischen der diploiden, sexuellen *Pt. serrulata* und der tetraploiden, apogamen *Pt. umbrosa*. Außer der in der Meiosis des Vaters als gepaart gefundenen

etwa 30 Chromosomen fanden sich in der Meiosis von 16-Zellensporangien des apogamen Bastards keine zusätzlichen Paare. Eine Homologie zwischen väterlichen und mütterlichen Chromosomen ist deshalb nicht anzunehmen. Ob die geringe Paarungstendenz im Gesamtgenom des Bastards auf eine tatsächlich nicht vorhandene Affinität zwischen den einzelnen Chromosomen zurückzuführen ist oder auf sonstigen sekundären Veränderungen durch das Zusammenwirken der beiden Genome beruht, könnte vielleicht durch eine Rückkreuzung mit der Mutter geklärt werden.

Das Auftreten einer oder mehrerer Entwicklungsrichtungen (Typus 1, 2 und 3), deren Anteile zwar nach Arten verschieden aber innerhalb einer apogamen Art konstant sind, kann als eine genetisch bedingte Erscheinung betrachtet werden. Die Eigentümlichkeit, daß mit zunehmender Chromosomenzahl bei apogamen Farnen (mit vereinzelt Ausnahmen) die 16-Zellensporangien zunehmen, konnte auch von DÖPP (1939) an *Dryopteris Borrieri* nachgewiesen werden: Die diploide und triploide Form zeigen hauptsächlich 8-Zellensporangien, die tetraploide und pentaploide dagegen fast ausschließlich 16-Zellensporangien. Eine mögliche Deutung dieser Erscheinung wird im folgenden versucht: GENTSCHKEFF und GUSTAFSSON (1940) beschreiben bei *Hieracium robustum* eine regelmäßig auftretende Chromosomenverdoppelung durch „innere Teilung“, die der Meiosis vorausgeht. Sie erklären dies mit einer „notwendig gewordenen Kernvergrößerung“ anscheinend unter dem Einfluß des besonders mächtig entwickelten Tapetums. Die Archiesporzellen treten darauf mit der tetraploiden anstatt der diploiden Chromosomenzahl in eine Teilung ein. Es wäre nun möglich, die bei den apogamen Farnen in der Sporangiumentwicklung auftretenden Erscheinungen ebenfalls durch eine derartige Ursache zu erklären, nämlich der Veränderung des physiologischen Zustandes der im Archiespor sich teilenden Kerne durch einen vom Tapetum auf die Zelle einwirkenden Faktor. Daß dabei die Chromosomenzahl bzw. die Kernmasse eine Rolle spielt, ist wohl anzunehmen. Vielleicht reichen bei hochpolyploiden Kernen die vom Tapetum gelieferten Stoffe nicht aus, um in der Restitutionskernbildung eine Verdoppelung der Chromosomen zu ermöglichen.

So oft die morphologische Erscheinung der Apogamie als auch deren zytologischen Hintergründe studiert und beschrieben wurden, so oft wurden Erklärungen für die gemeinsame Ursache dieser vom normalen Entwicklungsgang abweichenden Vorgänge gesucht. (ERNST 1918, DÖPP, I. MANTON 1950 und viele andere.) I. MANTON (1950) stellte die Hypothese auf, daß Bastardierung „nicht bloß die Gelegenheit, sondern die Ursache für die Entstehung einer Apogamie ist“. Um diesen Satz vollständig zu beweisen, wäre es nötig, mehrere Kreuzungen und nicht nur solche mit einem apogamen, sondern mit zwei sexuellen Elternteilen auszuführen, was eine eventuelle Vererbung der Apogamie ausschalten würde.

Eine Eigentümlichkeit, wie sie auch von anderen Autoren gefunden wurde, nämlich hohe Chromosomenzahlen bei apogamen und vorwiegend niedere bei normalen Farnen, konnte in den obigen Untersuchungen ebenfalls festgestellt werden (vgl. Tabelle 7). Unter 11 apogamen Farnen fand sich nur eine diploide Form; alle übrigen waren triploid, meist tetraploid und pentaploid. Die 5 nicht-apogamen Farne dagegen hatten nur einen tetraploiden Vertreter, die übrigen waren diploid. Auch diese Tatsache bringt zwar keinen Beweis für die

Tabelle 7. Übersicht der apogamen *Pteris*-Arten und Varietäten

| Name                                               | Polyploidiegrad | Chromosomenzahl | Ermittlung derselben in                  | Verteilung der Typen |            |            | Paarungsverhältnisse in 16-Zellensporangien |                  |             | Ermittelt an Sp. MZ |
|----------------------------------------------------|-----------------|-----------------|------------------------------------------|----------------------|------------|------------|---------------------------------------------|------------------|-------------|---------------------|
|                                                    |                 |                 |                                          | Typ 1<br>%           | Typ 2<br>% | Typ 3<br>% | Univalente                                  | Bivalenten       | Trivalenten | Multi-valente       |
| <i>Pteris arguta</i>                               | diploid         | 58              | Wurzelspizmitosen und 8-Zellensporangien | < 100                |            |            |                                             |                  |             | 10                  |
| <i>Pteris bicolor</i>                              | triploid        | 87              | 8-Zellensporangien                       | < 75                 | selten     | 1          |                                             | nicht untersucht |             | 4                   |
| <i>Pteris quadriaurita</i><br>var. <i>argyraea</i> | triploid        | 87              | 8-Zellensporangien                       | < 50                 | selten     | 55         | 24                                          | 27               | 26—28       | 2—3                 |
| <i>Pteris cretica</i><br>var. <i>Parckeri</i>      | triploid        | 87              | 8-Zellensporangien                       | < 75                 | selten     | 45         | viele                                       | wenige           | ?           | 4                   |
| <i>Pteris cretica</i><br>var. <i>albolineata</i>   | triploid        | 87              | 8-Zellensporangien                       | < 100                | selten     | 8          | 29                                          | 36               | 24—29       | —                   |
| <i>Pteris cretica</i><br>var. <i>Winsetti</i>      | tetraploid      | 116             | 8-Zellensporangien                       | < 50                 | 10         | 45         | 25—30                                       | 30—39            | 1—5         | 0—2                 |
| <i>Pteris cretica</i><br>var. <i>cristata</i>      | tetraploid      | 116             | 8-Zellensporangien                       | < 50                 | 7          | 45         | 45—58                                       | 29—36            | ?           | ?                   |
| <i>Pteris umbrosa</i>                              | tetraploid      | 116             | Wurzelspizmitosen und 8-Zellensporangien | < 50                 | 10         | 40         | etwa 58                                     | etwa 29          | —           | 0—1                 |
| <i>Pteris umbrosa</i><br>var. <i>juvanti</i>       | tetraploid      | 116             | 8-Zellensporangien                       | > 50                 | 6          | 25         | etwa 58                                     | etwa 29          | ?           | ?                   |
| <i>Pteris Rivertoniana</i>                         | tetraploid      | etwa 116        | Wurzelspizmitosen und 8-Zellensporangien | < 10                 | 15         | 78         | > 50                                        | etwa 30          | ?           | ?                   |
| <i>Pteris quadriaurita</i><br>var. <i>tricolor</i> | pentaploid      | etwa 145        | 16-Zellensporangien                      | < 10                 | selten     | 85         | 101—109                                     | 17—22            | ?           | ?                   |

12a

Bastardierung als ursprüngliche Ursache der Apogamie, schließt jedoch andere Entstehungsmöglichkeiten, z. B. die einer Mutation, weitgehend aus; denn wäre letzteres der Fall, müßte Apogamie genau so häufig bei niederchromosomigen Formen zu finden sein.

Jedenfalls darf aus obigen Tatsachen gefolgert werden, daß Apogamie sekundär zustande kommen kann durch das Zusammentreffen von Gameten mit mehr oder weniger homologen Chromosomen, deren heterozygotisches Verhalten zunächst ein allgemeines Ungleichgewicht in der Sporangiumentwicklung mit sich bringt, um dann auf den Prothallien bei völligem Fehlen von Archegonien die als eigentliche Apogamie bezeichnete Sprossung hervorzurufen.

### Zusammenfassung

1. Bei der Untersuchung der apogamen Sprossung auf Prothallien wurde festgestellt, daß die apogame Embryobildung häufig von Haar- und Tracheidenbildungen, also typischen Sporophytelementen, eingeleitet wird. Die Bildung des Primärwedels ist manchmal nur durch einen kümmerlichen, mehr oder weniger blattähnlichen Fortsatz angedeutet, an dessen Aufbau neben typischen Sporophytzellen auch Prothalliumzellen beteiligt sein können.

2. Von 5 normalen und 11 apogamen *Pteris*-Arten und -Varietäten wurden die Chromosomenzahlen neu bestimmt, von 3 weiteren apogamen die Zahlen bestätigt. Dabei fand sich eine lückenlose Polyploidiereihe von diploid bis pentaploid, wobei die Zahl 29 als Grundzahl angenommen werden darf.

3. Die zytologischen Besonderheiten bei der Sporangiumentwicklung apogamer Farne wurden ausführlich studiert, besonders die Verteilung verschiedener Entwicklungstypen (Typus 1, 2 und 3) und die Paarungsverhältnisse der Chromosomen in der Meiosis von 16-Zellensporangien. Es zeigte sich, daß sowohl das Auftreten bestimmter Typen als auch die Zahl der Uni-, Bi- und Multivalenten in der unregelmäßigen Meiosis der 16-Zellensporangien bei den einzelnen Arten nahezu konstant ist (vgl. Tabelle 7). Die Zahl 29 oder ein dieser Zahl angenäherter Wert wurde vielfach als Zahl der Uni- bzw. Bivalenten angetroffen.

4. Die Keimungsverhältnisse der apogamen *Pteris*-Arten zeigen Übereinstimmung mit der Verteilung der Typen. Ist vorwiegend Typus 1 (Restitutionskernbildung) vertreten, so ergeben sich hohe Keimungsprozentsätze, beim Überwiegen von Typus 3 (16-Zellensporangien) treten nur sehr niedere Prozentsätze auf (z. B. 2,5—9%). Apogamie und die Verteilung der Typen ist deshalb schon beim Auszählen der gekeimten Sporen zu erkennen.

5. Im Sporenmaterial von *Pteris Rivertoniana*, die fast ausschließlich 16-Zellensporangien aufweist, fanden sich unter anderem Monaden, deren Keimfähigkeit nachgewiesen werden konnte. Sie enthalten infolge Restitutionskernbildung im Anschluß an die erste meiotische Teilung vermutlich den vollständigen Chromosomensatz.

6. Mit Zunahme des Polyploidiegrades konnte bei den untersuchten *Pteris*-Arten eine Vergrößerung der Prothalliumzellen festgestellt werden.

### Literatur

ALLEN, R. F.: Studies in spermatogenesis and apogamy in ferns. Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett. **17**, 1—56 (1914). — BARY, A. DE: Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Ztg **36**, 449 (1878). — CALKINS, G. N.: Chromatin-reduction

and tetrad-formation in Pteridophytes. Bull. Torrey Bot. Club **24**, 101—115 (1897). — CZAJA, A. TH.: Studien zur Apogamie leptosporangiaten Farne. Ber. dtsch. bot. Ges. **40**, 346—352 (1922). — DÖPP, W.: Die Apogamie bei *Aspidium remotum* Al. Br. Planta (Berl.) **17**, 86—152 (1932). — Versuche zur Herstellung von Artbastarden bei Farnen. Ber. dtsch. bot. Ges. **53**, 630—636 (1935). Karyologie, in Verdoorn, Manual of Pteridology, S. 233—282. The Hague 1938. — Cytologische und genetische Untersuchungen innerhalb der Gattung *Dryopteris*. Planta (Berl.) **29**, 481—533 (1939). — ERNST, A.: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918. — FARLOW, W. G.: Über ungeschlechtliche Erzeugung von Keimpflanzen von Farnprothallien. Bot. Ztg **32**, 180—183 (1874). — FARMER, J. B., and L. DIGBY: Studies in apospory and apogamy in ferns. Ann. of Bot. **21**, 161—199 (1907). — FRIEBEL, H.: Untersuchungen zur Cytologie der Farne. Beitr. Biol. Pflanz. **21**, 167—210 (1933). — GENTSCHKEFF, G., and A. GUSTAFSSON: The Balance System of Meiosis in Hieracium. Hereditas (Lund.) **26**, 109—249 (1940). — HELLBRONN, A.: Apogamie, Bastardierung und Erbliehkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Flora (Jena) **101**, 1—42 (1910). — LEITGEB, H.: Die Sproßbildung an apogamen Farnprothallien. Ber. dtsch. bot. Ges. **3**, 169 (1885). — MANTON, I.: Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. Cambridge 1950. — MOTTIER, D. M.: Beobachtung über einige Farnprothallien mit Bezug auf eingebettete Antheridien und Apogamie. Pringsh. Jb. wiss. Bot. **56**, 65—83 (1915). — PELLEV, C., and F. M. DURHAM: The genetic behavior of the hybrid *Primula Kewensis* and its allies. J. Genet. **5**, 159—182 (1916). — SCHWANITZ, F.: Die Zellgröße als Grundlelement in Phylogenie und Ontogenese. Züchter **23**, 17—43 (1953). — STEIL, W. N.: A study of apogamy in *Nephrodium hirtipes*. Hk. Ann. of Bot. **33**, 109 (1919). — WALDMANN, H.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prothallien einheimischer Polypodiaceen. Diss. Marburg 1928. — WORONIN, H.: Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. Flora (Jena) **98**, 101—162 (1908).

Dr. ILSE SCHIFFERDECKER, Freiburg i. Br.,  
Botanisches Institut der Universität

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

## ÜBER DAS VORKOMMEN EINES VIERERRINGES UND EINES HETEROMORPHEN BIVALENTS IN DER MEIOSIS VON *EPISCIA TESSELATA* LINDEN

Von

PAUL EBERLE

Mit 6 Textabbildungen

(Eingegangen am 14. März 1957)

### Einleitung

Chromosomenkonfigurationen als Folge reziproker Translokationen sind vor allem für die Gattung *Oenothera* in ihren zytologischen und genetischen Konsequenzen heute in allen Einzelheiten bekannt. Auch in anderen systematischen



Abb. 1. *Episcia tessellata* 1:8

Gruppen sind analoge Erscheinungen mindest zytologisch bearbeitet worden. Im Falle von *Episcia tessellata* ist neben einer einfachen reziproken Translokation, woraus bei der meiotischen Paarung ein Viererring zustande kommt, noch ein heteromorphes Bivalent vorhanden. Da das Pachytän bei unserem Objekt im Unterschied zu *Oenothera* zugänglich ist, schien es angezeigt, den Ablauf der Meiosis zu verfolgen. Ein Samenansatz ließ sich jedoch infolge der hohen Gonen- und damit Pollenletalität nicht erreichen, so daß im letzteren Phänomen allein der genetische Effekt der zytologischen Anomalie zu erblicken ist und die erwünschte Nachkommenchaftsanalyse unterbleiben mußte.

### Material und Methode

Von *Episcia tessellata* LINDEN (*Gesneriaceae*) wurden die Antheren völlig freipräpariert und entweder in Carnoy (Alkohol/Eisessig = 3:1) fixiert und in gesättigter Eisenkarminlösung angefärbt oder in einer 0,5%igen Lösung von Orcein in Carnoy simultan fixiert und gefärbt. Es wurden

die Zeiß-Mikroskope Standard und das W-Stativ mit Phasenkontrasteinrichtung — letzteres als Leihgabe der Deutschen Forschungsgemeinschaft — verwendet.

### Empirischer Teil

Sämtliche Chromosomen von *Episcia tessellata* ( $n = 9$ ) lassen im Pachytän eine auffallend starke Heterochromasie erkennen. Abgesehen von dem Satellitenchromosom liegt durchweg mediane Insertion vor. Die Hauptmenge des Heterochromatins findet sich insbesondere beiderseits den Insertionsstellen, aber auch noch in mehr oder weniger größeren Portionen über die Chromosomenenden hinweg verstreut, ohne daß aber dadurch eine besondere Markierung erfolgen würde. Entsprechend dieser starken Heterochromasie sind auch die Chromosomen auffallend stark spiralisiert, was man leicht in Abb. 2 erkennen kann.

Von besonderem Interesse waren im Pachytän von *Episcia* folgende stets erkennbare Strukturen. Einmal fand sich eine sog. Pachytänkrenzfigur, ein

Paarungsgebilde, bedingt durch reziproke Translokationen zweier nichthomologer Chromosomen (Abb. 2). Sämtliche Anteile der Kreuzfigur sind stark heterochromatisch und die Insertionsstellen liegen in dem einen Falle 2—3 „Chromomeren“, im anderen etwas weiter vom Translokationspunkt entfernt. Die am

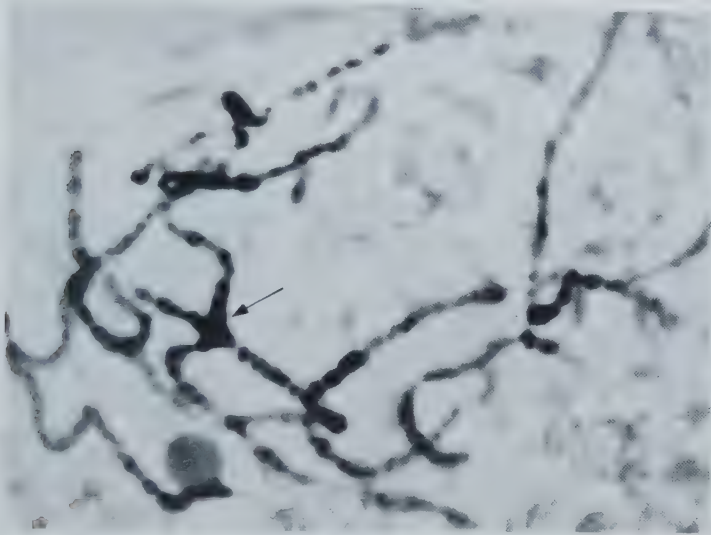


Abb. 2. Pachytän. Pfeil deutet auf das Paarungskreuz des Viererringes. Sämtliche Chromosomen zeigen einen hohen Spiralisationsgrad und insbesondere in den proximalen Segmenten starke Heterochromasie. Orcein-Carnoy; 2600:1

Translokationskreuz beteiligten Chromosomen gehören zur Gruppe der langen Chromosomen des Genoms mit großen proximal gelegenen heterochromatischen Segmenten. Der Heterochromasiegrad ihrer Chromosomen entspricht dem der übrigen Chromosomen.

Zum anderen läßt sich auch im Pachytän ein heteromorpher Geminus auffinden. Dieses Chromosomenpaar ist nur auf einer Strecke von  $9\mu$  paarig, weitere  $19\mu$  besitzt lediglich das eine Chromosom (Abb. 3). Die paarigen Anteile umfassen also das eine gesamte Chromosomenende und das proximale Heterochromatin, in welchem sich die Insertionsstelle befindet. So besitzt das kurze Chromosom, wenn man auf die Insertionsstelle bezieht, neben dem einen unveränderten Chromosomenarm auf der anderen Seite der Insertionsstelle nur ein „Makro- und Mikrochromomer“ heterochromatischer Natur (zur Chromosomenfrage vgl. OEHLKERS und EBERLE 1957, EBERLE 1957a und b).

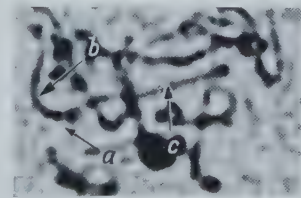


Abb. 3. Das heteromorphe Bivalent im Pachytän: *a* Insertionsstelle; *b* paarige und *c* unpaare Chromosomenregion. Eisenkarmin; 1500:1

Im weiteren Verlauf der meiotischen Prophase wird das Translokationskreuz des Pachytäns zu einer geschlossenen Viererringfigur von der in Abb. 5 gegebenen Anordnung, wobei alle angelegten Chiasmen terminalisieren. Diese Terminalisation vollzieht sich so regelnäßig, daß der Viererring in der Diakinese stets das gleiche Bild zeigt und nie eine vorzeitige Öffnung an irgendeiner Stelle

zwischen zwei Chromosomen zustande kommt. Und die gleiche Konfiguration persistiert in die Metaphase I. In 10 analysierbaren Stadien lag der Ring so, daß während der Anaphase I-Bewegung benachbarte Chromosomen an den gleichen Pol gelangen konnten, daß also auf keinen Fall die in ihrer genetischen Wirkung so günstige sog. Zickzackverteilung wie bei *Oenothera* gegeben ist.

In dem heteromorphen Geminus wird auf dem paarigen Chromosomenarm ein Chiasma angelegt, welches normal terminalisiert, so daß in der Diakinese ein stabförmiges Gebilde vorliegt (Abb. 4). Die Anordnung in der Metaphase I ist zufallsgemäß und das Bivalent als solches stets gut zu erkennen.

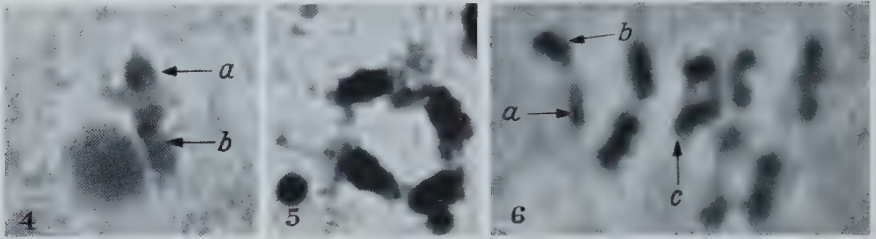


Abb. 4. Heteromorphes Bivalent in der Diakinese; *a* kurzes, *b* langes Chromosom. Eisenkarmin; 2600:1

Abb. 5. Viererring in der Diakinese. Eisenkarmin; 2600:1

Abb. 6. Metaphase I. *a* kurzes, *b* langes Chromosom des heteromorphen Bivalents; *c* der Viererring. Orcein-Carnoy; 1300:1

Abgesehen davon treten in etwa 10% der Anaphasen I Verteilungsschwierigkeiten auf, indem Brückenbildungen und Verklebungen erkennbar werden, die sich aber nicht weiter analysieren lassen (die Anaphasen-Chromosomen sind zu klein). Die Gonotetraden werden normal ausgebildet, jedoch erscheinen in gleichem Prozentsatz der Anaphasenstörungen Mikronuklei. Der Hauptanteil der Gonen geht noch vor der Pollenkornmitose zugrunde, indem zwar die Exine normal ausgeprägt wird, der lebende Inhalt jedoch degeneriert: so sind in ausgereiften Antheren, welche kaum stäuben, nur etwa 2–3% färb- und quellbare Pollenkörner zu finden. Dieser Befund blieb während drei Beobachtungsjahren gleich.

### Diskussion

Die Pachytänkreuzfigur bei *Episcia tessellata* dürfte durch eine reziproke Translokation zweier nichthomologer Chromosomen zustande gekommen sein, während ein Stückverlust zur Bildung des heteromorphen Bivalents geführt haben könnte. Die Möglichkeit einer Quadrivalentbildung scheidet hier von vornherein aus; es müßte dazu das Vorhandensein einer Polyploidie vorausgesetzt werden, und dafür gibt die geringste überhaupt bei den *Gesneriaceen* gefundene Haploidzahl  $n = 9$  keinen Anhaltspunkt. Zudem sind die Pachytänchromosomen alle morphologisch erfaßbar, wobei sich erweist, daß trotz einer Reihe einheitlicher gemeinsamer Strukturen keinerlei größere Homologien gegeben sind, welche auf eine Polyploidie hindeuten würden.

Bereits die Anlage der Translokationsstelle bedingt nun wesentliche genetische Konsequenzen. Im Falle von *Episcia* erfolgte der Chromosomenbruch in den heterochromatischen Mittelstücken, in denen erfahrungsgemäß selten Chiasmen angelegt werden, was auch für das vorliegende Objekt zutrifft. Die

beiden interstitiellen Segmente, also jene Abschnitte, welche durch die Insertionsstelle und den Translokationspunkt begrenzt sind, erweisen sich bei *Episcia* als sehr ausgeprägt heterochromatisch und relativ kurz. Infolgedessen kann man erwarten, daß diese Segmente mehr oder weniger frei von Chiasmen bleiben. Eventuell doch angelegte interstitielle Chiasmen müßten allerdings das Bild des stets gleichen Diakinese-Viererringes nicht beeinflussen, jedoch nur unter der Voraussetzung, daß diese Chiasmen zwischen Chromatiden der gleichen optischen Ebenen zustande kämen und eine Terminalisation derselben erfolgte (MARQUARDT 1948). Denn nach OEHLKERS (1943), MARQUARDT (1948), HAUSTEIN (1952) und GOTTSCHALK (1954) brauchen interstitielle Chiasmen nicht lokalisiert zu sein, vielmehr können diese ebenfalls terminalisieren, wären also als solche bereits in der Diakinese nicht mehr erkennbar. Falls diese in unserem Fall doch gegeben wären, könnten sie für sich schon eine hohe Pollensterilität verursachen. [Wir verweisen auf eine ausführliche Darstellung von MARQUARDT (1948) über solche Konsequenzen einer Translokation.]

Nach den Darstellungen von JAPHA (1939) zeichnen sich Objekte mit partiell-heterochromatischen Chromosomen durch eine sog. Zickzackverteilung aus, d. h. benachbarte Chromosomen einer Ringkonfiguration werden in der Anaphase I an entgegengesetzte Pole verteilt. Wir finden diese generelle Annahme bei unserem Objekt nicht bestätigt; bei *Episcia* werden die Chromosomen zufallsgemäß verteilt. Es ist ohnedies schwerlich anzunehmen, daß der Verteilungsmodus aus der Metaphase I heraus durch das lokale Mengenverhältnis von Eu- und Heterochromatin bedingt sei.

Die Erklärung der gonischen Sterilität von etwa 98% bei *Episcia* begegnet gewissen Schwierigkeiten. Durch die Zufallsverteilung der Ringchromosomen werden 50% erreicht; die Defizienz des einen Chromosoms des heteromorphen Bivalents erhöht diese auf 75%. Nimmt man noch die Anaphase I-Störungen hinzu, so wird dieser Prozentsatz noch etwas gesteigert, jedoch keineswegs die fast vollständige Gonensterilität erreicht. Da nie eine Univalentbildung, bedingt durch Desynapsis beobachtet wurde, scheidet diese an und für sich erwartete Störquelle aus. Es scheinen somit noch andere, vorerst nicht erkennbare Genomveränderungen, seien es Chromosomenumbauten oder Genomumkombinationen, gegeben zu sein, die eine solche genetische Konstitution der meisten Kerne zur Folge haben, welche deren Vitalität nur bis zum Ende der Meiosis gewährleistet.

### Zusammenfassung

Die meiotische Prophase von *Episcia tessellata* LINDEN ( $n = 9$ ) zeichnet sich durch das Vorkommen eines Chromosomen-4-Ringes aus; außerdem findet sich ein heteromorphes Bivalent. Eine zytologische Bearbeitung war ab Pachytän möglich. Alle Chromosomen gehören dem Typ der sog. partiell-heterochromatischen Objekte mit proximalen heterochromatischen Segmenten an.

1. Die Translokationskreuzfigur des Pachytäns besitzt heterochromatische interstitielle Chromosomensegmente. In der Diakinese liegt eine geschlossene Ringfigur vor, und in der Anaphase I werden die Chromosomen zufallsgemäß verteilt.

2. Im heteromorphen Bivalent wird nur in dem paarigen unveränderten Chromosomenarm ein Chiasma angelegt, weshalb in der Diakinese ein stabförmiges Chromosomengebilde zu erkennen ist.

3. Die Gonen sterben zu 98% vor der Pollenkornmitose ab.

## Literatur

- CLELAND, R. E., and A. F. BLAKESLEE: Segmental interchange, the basis of the chromosomal attachments of *Oenothera*. *Cytologia* **2**, 175—233 (1931). — CLELAND, R. E., u. F. OEHLKERS: Erblichkeit und Cytologie verschiedener Oenotheren und ihrer Kreuzungen. *Jb. wiss. Bot.* **73**, 1—124 (1930). — DARLINGTON, C. D., and GAIRDNER: The variation system in *Campanula persicifolia*. *J. Genet.* **35**, 97—128 (1937). Zit. nach JAPHA 1938. — EBERLE, P.: Cytologische Untersuchungen an Gesneriaceen. I. Die Struktur der Pachytänchromosomen, sowie eine Reihe neu bestimmter Chromosomenzahlen. *Chromosoma* **8**, 285—316 (1956). — Spiralen und Chromomeren in der frühen meiotischen Prophase von *Paeonia tenuifolia* L. *Chromosoma* **8**, 458—467 (1957). — Spiralen und Chromomeren in der frühen Prophase der Meiosis von *Aloe eru* BERGER. *Chromosoma* (im Druck). — ERNST, H.: Meiosis und crossing-over. Zytologische und genetische Untersuchungen an *Antirrhinum majus*. *Z. Bot.* **33**, 241—294 (1938). — FORD, C. E.: Nondisjunction in *Oenothera* and the genesis of trisomics. *J. Genet.* **33**, 274—303 (1936). — GOTTSCHALK, W.: Das Auftreten kettenförmiger Chromosomenverbände in der Meiosis verschiedener *Physalis*-Arten. *Z. Vererbungslehre* **86**, 157—172 (1954). — HARTE, C., u. B. BISSINGER: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der durch die Faktoren *fr* und *ster* bedingten Pollensterilität bei *Oenothera*. *Z. Vererbungslehre* **84**, 251—269 (1952). — HAUSTEIN, E.: Die Endenbezeichnung der Chromosomen einiger Oenotheren aus dem Subgenus *raimannia*. *Z. Vererbungslehre* **84**, 417—453 (1952). — JAPHA, B.: Die Meiosis von *Oenothera*. II. *Z. Bot.* **34**, 321—369 (1939). — LINNERT, G.: Untersuchungen über die Cytologie polyploider Pflanzen. I. *Chromosoma* **3**, 328—356 (1948). — MARQUARDT, H.: Über Bau, Häufigkeit und Auswirkungen der spontanen Translokationen. *Flora (Jena)* **35**, 239—302 (1941). — Das Verhalten röntgeninduzierter Viererringe mit großen interstitiellen Segmenten bei *Oenothera Hookeri*. *Z. Vererbungslehre* **82**, 415—429 (1948). — OEHLKERS, F.: Erblichkeit und Zytologie einiger Kreuzungen mit *Oenothera strigosa*. *Jb. wiss. Bot.* **65**, 401—446 (1926). — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. I. *Z. Bot.* **29**, 1—53 (1935). — Neue Versuche über cytologisch-genetische Probleme (Physiologie der Meiosis). *Biol. Zbl.* **57**, 126—149 (1937). — Meiosis und crossing-over. *Biol. Zbl.* **60**, 337—348 (1940). — Die Auslösung von Chromosomenmutationen in der Meiosis durch Einwirkung von Chemikalien. *Z. Vererbungslehre* **81**, 313—341 (1943). — Das Leben der Gewächse. Ein Lehrbuch der Botanik. Bd. 1. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956. — OEHLKERS, F., u. P. EBERLE: Spiralen und Chromomeren in der Meiosis von *Bellevalia romana*. *Chromosoma* **8**, 351—363 (1957). — RENNER, O.: Artbildung in der Gattung *Oenothera*. *Naturwiss.* **33**, 211—218 (1946). — SAX, K.: Chromosome-ring formation in *Rhoeo discolor*. *Cytologia* **3**, 36—53 (1931). — SCHIEMANN, E.: Das *Oenothera*-Problem. Chromosomenringe und strukturelle Bastarde. *Naturwiss.* **21**, 532—536 (1933). — SCHWEMMLE, J.: Die Beziehungen zwischen Zytologie und Genetik in der Oenotherenforschung. *Z. Vererbungslehre* **61**, 36—60 (1932). — STRAUB, J.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. II. *Z. Bot.* **30**, 1—57 (1936). — WEIDNER-RAUH, E.: Untersuchungen über die partielle Sterilität der Oenotheren. *Z. Vererbungslehre* **76**, 422—486 (1939). — WELZEL, G.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an pollensterilen Mutanten von *Petunia*. *Z. Vererbungslehre* **86**, 35—53 (1954).

Dr. PAUL EBERLE, Freiburg i. Br., Botanisches Institut der Universität,  
Schänzlestraße 9—11

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

UNTERSUCHUNGEN  
AN STRAHLENINDUZIERTEN BLATTFARBMUTANTEN  
VON *ARABIDOPSIS THALIANA* (L) HEYNH.\*

Von

GERHARD RÖBBELEN

Mit 25 Textabbildungen

(Eingegangen am 25. Januar 1957)

„Chlorophyllmutanten“ haben seit langem im Mittelpunkt zahlreicher genetischer Untersuchungen gestanden, vor allem weil sie häufig vorkommen und auffällig sind.

Manche Kenntnis über die Mendelsche Vererbung und ihre Regeln wurde mit ihrer Hilfe gewonnen (z. B. BAUR 1907, NILSSON-EHLE 1922, SCHICK 1930, HALLQUIST 1953). Nicht weniger bedeutungsvoll waren die Untersuchungen über außerkaryotische Erbgänge an Blattfarbmутanten (z. B. CORRENS 1909, ROBERTSON 1937, ARNASON et al. 1946, oder vgl. RENNER 1952). Ihren besonderen Wert für die experimentelle Mutationsforschung unterstrich STADLER (1928) bald nach den grundlegenden Arbeiten MULLERS (1927): In der Art und Häufigkeit dieser Mutanten fand er einen brauchbaren Maßstab für die Wirksamkeit der Röntgenbestrahlung (vgl. auch GUSTAFSSON und MAC KEY 1948 u. a.). Überdies wurden chlorophylldefekte Strahlenmutanten neuerdings in größerem Umfange zu Studien über das Problem der Photosynthese (z. B. SCHÖTZ 1955, 1956, KANDLER und SCHÖTZ 1956), der Atmung (z. B. GRÖNER 1936) und anderer biochemischer Prozesse (vgl. v. EULER 1951 oder EYSTER 1950, SELTMANN 1955) oder auch für entwicklungsphysiologische Fragen (z. B. DRUMM 1955) herangezogen.

Angesichts einer solchen Bedeutung ist es erstaunlich, wie wenig über die Zusammenhänge zwischen Farbdefekt, Chloroplastenstruktur und Entwicklungsphysiologie solcher Mutanten bekannt ist. Zwar gibt es eine Unzahl einzelner Beobachtungen über das Wachstum der verschiedenartigen Blattfarbvarianten; auch über ihren Pigmentgehalt oder ihre Chloroplasten liegen Ergebnisse vor. Eine planmäßig vergleichende Untersuchung, die die Struktur der Chloroplasten mit ihrer Farbstoffsynthese in Beziehung setzt, wurde aber unseres Wissens bisher nur ein einziges Mal an Maismutanten (SCHWARTZ 1949) durchgeführt.

Der Mangel an Schnellmethoden für quantitative Pigmentanalysen ist lange ein Hauptgrund für diese Lücke gewesen. Seit den grundlegenden Untersuchungen von WILLSTÄTTER und STOLL (1913, 1918) lassen sich die Chloroplastenpigmente mit Hilfe ihrer unterschiedlichen Löslichkeit in verschiedenen Lösungsmitteln zwar exakt bestimmen. Auch wurde dieses Verfahren durch die chromatographische Adsorptionsanalyse nach TSWETT (1906), die WINTERSTEIN und STEIN (1933), SPOHN (1935) und SEYBOLD und EGLE (1938b) weiter ausgebaut haben, noch erheblich verbessert und vereinfacht. Aber erst die

\* Auszug aus einer Dissertation der Naturwiss.-mathem. Fakultät der Universität Freiburg i. Br.

Herrn Prof. Dr. FRIEDRICH OEHLKERS, meinem verehrten Lehrer, sei für die wertvollen Anregungen zu der vorliegenden Untersuchung, für sein reges Interesse und alle Förderung herzlich Dank gesagt. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft bin ich für die großzügige Überlassung von Zeiss-Spektrophotometer, Homogenisator und Mikroskop zu Dank verpflichtet.

Einführung spektrophotometrischer Methoden machte umfangreiche, quantitative Serienbestimmungen der Chloroplastenfarbstoffe möglich.

Die Vorzüge, die *Arabidopsis thaliana* bei genetischen und entwicklungsphysiologischen Untersuchungen bietet, hat LAIBACH (1943, 1951) herausgestellt. Auf engem Raum läßt sich in kurzer Zeit eine große Anzahl der sehr fruchtbaren Pflänzchen kultivieren, die kreuzbar sind und eine niedere Chromosomenzahl ( $2n=10$ ) haben. Aus diesem Grunde zogen wir *Arabidopsis* im Jahre 1954 zu größeren Mutationsversuchen heran, die bisher noch nicht abgeschlossen werden konnten (vgl. ähnliche Untersuchungen bei REINHOLZ 1945). Gegenstand der vorliegenden Arbeit sind die verschiedensten Blattfarbmutanten, die wir in diesen Versuchen in großer Zahl fanden. Es lag nahe, an ihnen die erwähnten Fragen der morphologisch vergleichenden Pigmentphysiologie aufzugreifen. Vor allem die Beziehungen zwischen der Größe, Anzahl und Struktur der Chloroplasten und der Art und Menge ihrer Pigmente sollten aufgedeckt und soweit wie möglich auf die Wachstumsleistungen der Pflanzen bezogen werden.

## A. Methodischer Teil<sup>1</sup>

### I. Anzucht der Pflanzen

Eine möglichst gleichmäßige und dünne Aussaat war für eine sichere Identifizierung der in der Farbe abweichenden Keimlinge unbedingt erforderlich. Ebenso notwendig war sie für die Untersuchung, ob unterschiedliche Keimprozent eine verschieden starke Elimination bestimmter Phänotypen bedeuten (vgl. S. 241). Die Keimlinge wurden 8 Tage nach der Aussaat in relativ großem Abstände in Handkisten pikiert, in denen sie bis zur Reife ungehindert heranwuchsen. Denn Rosetten, die teilweise von anderen überdeckt waren, konnten für die Untersuchungen ebenso wenig verwendet werden wie die Randpflanzen in jeder Kiste.

Alle Versuchspflanzen wurden im Gewächshaus herangezogen. Dabei achteten wir auf eine größtmögliche Konstanz aller Umweltfaktoren, da die Farbstoffsynthese in den Blättern außerordentlich leicht von ihnen beeinflusst werden kann. Einige Faktoren seien genannt: die Lichtintensität (MONTFORT und KRESS-RICHTER 1950, WALLACE und SCHWARTING 1954, SAGROMSKI 1956 u.a.), die tägliche Beleuchtungsdauer (KAR 1937, BODE 1943, CLAUS 1954, SAGROMSKI 1954 u.a.), die chromatische Lichtzusammensetzung (SEYBOLD und EGLE 1937, 1938, EGLE 1937, TOTTINGHAM und DUTTON 1938 u.a.), die Temperatur (BRIX 1955, VIRGIN 1955b u.a.), die Ernährung (GASSNER und GOEZE 1934, HEIERLE 1935, NAGEL 1939 u.a.) oder die Hydratur (STROTT 1938). Trotz aller Bemühungen waren in unseren Gewächshäusern keine ausreichend konstanten Bedingungen zu erhalten. Darum wurden möglichst nur am gleichen Tage ausgesäte Pflanzen miteinander verglichen. Außerdem wurden zu allen Versuchsserien reichlich Kontrollpflanzen herangezogen und die Ergebnisse über diese verrechnet.

Da in einigen Mutanten die Chloroplastenpigmente im normalen Tageslicht offenbar labil sind, zogen wir solche Pflanzen im Gewächshaus auch als „Schattenkulturen“ bei durchschnittlich 500 Lux heran. Sie standen dann unter einem Gestell ( $1 \times 1 \times 1$  m), das mit einem ausreichend luftdurchlässigen Stoff bespannt war. Diese primitive Methode bewährte sich für die ersten, orientierenden Beobachtungen über die Physiologie der Pigmentbildung in unseren Mutanten recht gut.

## II. Bestimmung der Chloroplastenfarbstoffe

### a) Grundlagen der quantitativen Spektrophotometrie

Das Prinzip der Spektrophotometrie wurde von WEIGERT (1916) beschrieben und später von HEIERLE (1935), SPRECHER VON BERNEGG et al. (1935), MACKINNEY (1941), COMAR und ZSCHEILE (1942), HOLM (1954) u.a. bei der quantitativen Bestimmung von Chloroplastenpigmenten angewendet.

<sup>1</sup> Über Einzelheiten der Methoden vgl. RÖBBELEN 1956b.

Zu Beginn unserer Untersuchungen wurden die *speziellen Absorptionskoeffizienten der Chloroplastenpigmente* ( $\alpha$ : für 1 g Pigment je Liter) in 85%igem wäßrigem Azeton *neu bestimmt* (vgl. S. 193). Es erschien unbedingt notwendig, unter den eigenen Meßbedingungen im gleichen Lösungsmittel (85%iges Azeton wurde bisher noch kaum verwendet!) die Eichkurven festzulegen, zeigen doch Unstimmigkeiten in den Ergebnissen verschiedener Autoren immer wieder, daß sich auch mit den genauesten Konstanten (z.B. den viel verwendeten von COMAR und ZSCHEILE 1942) nicht unter allen Meßbedingungen die wahren Konzentrationen der Farbstoffe ermitteln lassen. Übrigens weisen COMAR und ZSCHEILE (1942) auch selbst ausdrücklich darauf hin. Für Chlorophyll a und b wurde die Extinktion ( $E$ ) bei 663  $m\mu$  und 644  $m\mu$  gemessen. Da hier die Carotinoide nicht absorbieren, sind diese Maxima geeigneter als die größeren bei 432,5  $m\mu$  und 457  $m\mu$ . Für die Carotinoide wurde der spezielle Absorptionskoeffizient aus der Differenz der Gesamtextinktion des Rohchlorophylls und der Extinktion der beiden Chlorophylle in der Nähe der maximalen Carotinoidextinktion bei

Tabelle 1. *Absorptionsmaxima und spezielle Absorptionskoeffizienten der Chloroplastenpigmente in 85%igem Azeton*

(In Klammern weitere, für die Konzentrationsberechnung notwendige Werte)

|               |                |                 |             |             |              |                    |                |              |                    |
|---------------|----------------|-----------------|-------------|-------------|--------------|--------------------|----------------|--------------|--------------------|
| Chlorophyll a | 663<br>98,4    | (644)<br>(19,3) | 618<br>15,3 | 580<br>8,2  | 535<br>3,4   | (452,5)<br>(6,3)   | 432,5<br>108,2 | 412<br>78,0  | $m\mu$<br>1/g · cm |
| Chlorophyll b | (663)<br>(4,6) | 644<br>51,7     |             | 596<br>11,6 | 457<br>147,3 | (452,5)<br>(118,2) | —<br>—         | —<br>—       | $m\mu$<br>1/g · cm |
| Carotine      | —<br>—         | —<br>—          | —<br>—      | —<br>—      | 480<br>173,0 | 452,5<br>224,1     | —<br>—         | —<br>—       | $m\mu$<br>1/g · cm |
| Xanthophylle  | —<br>—         | —<br>—          | —<br>—      | —<br>—      | 475<br>213,6 | (452,5)<br>(242,8) | 450<br>249,5   | 422<br>193,4 | $m\mu$<br>1/g · cm |

452,5  $m\mu$  berechnet. Mit den so bestimmten Konstanten (Tabelle 1) erhielten wir folgende Gleichungen, aus denen sich die Konzentrationen von Chlorophyll a ( $c_a$ ) und b ( $c_b$ ) und den Carotinoiden ( $c_{car}$ ) in  $\gamma/cm^3$  ergeben (vgl. HOLM 1954):

$$\begin{aligned} c_a &= 10,3 \cdot E^{663} - 0,918 \cdot E^{644} \\ c_b &= 19,7 \cdot E^{644} - 3,87 \cdot E^{663} \\ c_{car} &= 4,75 \cdot E^{452,5} - c_{(a+b)} \cdot 0,226 \end{aligned}$$

Für die Carotinoide wurde der Berechnung des speziellen Absorptionskoeffizienten ein Verhältnis der Carotine zu den Xanthophyllen von 1:3,15 zugrunde gelegt, wie es in der quantitativen Analyse des Rohchlorophylls der Normalform (vgl. Tabelle 5) festgestellt worden war. Zwar bleibt es unbefriedigend, alle gelben Chloroplastenfarbstoffe in eine Gruppe zusammenzufassen; aber ihre Absorptionskoeffizienten sind zu ähnlich, als daß eine Trennung außer mit chemischen oder chromatographischen Methoden möglich wäre.

### b) Die Methode der Reihenuntersuchungen

Ausgehend von den Erfahrungen älterer Autoren (WILLSTÄTTER und STOLL 1918, COMAR und ZSCHEILE 1942, MACKINNEY 1941, HOLM 1954 u.a.) entwickelten wir folgende einfache Arbeitsmethode, um auch aus den sehr kleinen Blättern der Farbmutanten sämtliche Pigmente schnell extrahieren und quantitativ bestimmen zu können.

Die frischen, voll turgeszenten Blätter wurden unmittelbar nach dem Abschneiden auf einer Analysenschnellwaage (Sartorius Selecta) gewogen. Zur Extraktion der Pigmente verwendeten wir 85%iges wäßriges Azeton (p.a. Merck). Gegenüber Äthanol oder Benzin-Methanolgemischen extrahiert es schneller. Eine merkliche Pigmentzerstörung durch das Azeton, die SEYBOLD und EGLE (1938) für möglich halten, war bei der von uns angewendeten Methode auch nach zweitägiger Aufbewahrung der Extrakte weder papierchromatographisch noch spektrophotometrisch nachzuweisen. Der Rohextrakt wurde direkt im Spektrophotometer gemessen. Für unsere Serienuntersuchungen war das die beste Methode. Vor allem bei

den schwach gefärbten, kleinen Mutanten hätte eine Überführung der Pigmente in den leichter flüchtigen Äther neue Fehlerquellen mit sich gebracht. Doch konnte der Azetonauszug nur deshalb verwendet werden, weil die Rosetten unserer *Arabidopsis*-Rasse normalerweise nur Spuren von Anthozyanen oder Flavonolen ausbilden, deren Absorption neben der der Chloroplastenfarbstoffe ohne weiteres vernachlässigt werden konnte. — Etwas unliebsamer waren die Schwankungen im Wassergehalt der Extrakte, die sich, wenn sie größere Werte annahmen, in einer Änderung der speziellen Absorptionskoeffizienten bemerkbar machten (entsprechend der Kundischen Regel; vgl. EGLE 1939, HARRIS und ZSCHEILE 1943, EYSTIGNEEV 1952, DIM-

ROTH 1953). Darum wurde in Vorversuchen der Wassergehalt von Rosettenblättern verschiedener Insertion in verschiedenen Entwicklungsstadien bestimmt und hernach bei jeder Extraktion dem wasserfreien Azeton mit den frischen Blättern noch so viel Wasser zugesetzt, daß sich ein Pigmentauszug in genau 85%igem Azeton ergab.

Die größte Schwierigkeit bei allen Blattfarbstoffbestimmungen ist, die Blätter so abzutöten und zu zerkleinern, daß sämtliche Pigmente quantitativ und unverändert extrahiert werden können. Wurden sie in heißem Wasser gebrüht und dann zermörsert (MAKINNEY 1940), so war ein geringer Prozentsatz der Chlorophylle zersetzt; wurden sie eingefroren (STRAIN 1938), so oxydierte beim Auftauen ein Teil der Carotinoide. Das günstigste war, die Blätter gleich nach der Wägung in einem wassergekühlten Homogenisator (Hersteller: Erbe, Tübingen) im Azeton, das einen kleinen Zusatz von  $\text{CaCO}_3$  enthält, zu zerkleinern. Dadurch waren in wenigen Minuten alle Pigmente gelöst und Zersetzungserscheinungen entzogen. Sobald sich die Gewebereste abgesetzt hatten (nach etwa 10 min), wurde die Lösung dekantiert, der Bodensatz 2mal mit Azeton nachgewaschen und die Farblösungen zusammengeschüttet. Spektrophotometrisch wurde nachgeprüft, daß bereits mit der zweiten Reinigung keine meßbaren Pigmentmengen mehr aus dem Rückstand extrahiert werden konnten, die Extraktion also vollständig war. — Wenn nötig, wurden die Extrakte im dunklen Eisschrank bei  $+6^\circ\text{C}$ , nie aber länger als 6 Std aufbewahrt. — Alle

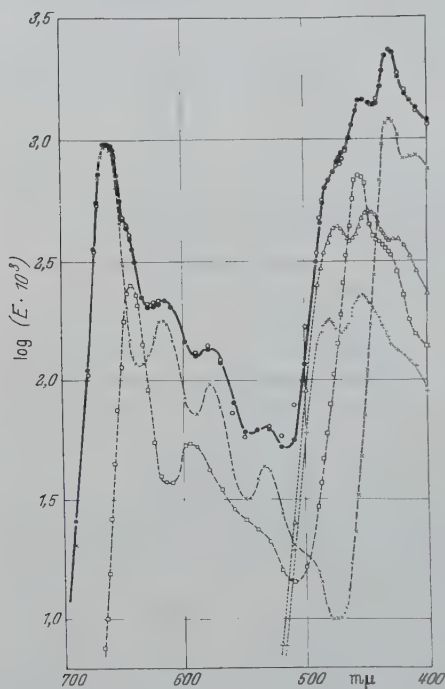


Abb. 1. Standardextinktionsspektren (0,1 g Frischgewicht in 10 cm<sup>3</sup> Azeton); Rohchlorophyll ● ——— ●; Chlorophyll a × ——— ×; Chlorophyll b □ ——— □; Carotine + ——— + und Xanthophylle Δ ——— Δ. Die Addition der Einzelpigmentextinktionen ○ ○ ergibt fast genau die Werte der Rohchlorophyllextinktion

Arbeiten wurden in einem stark abgedunkelten Raume durchgeführt (100 Lux), da helles Tageslicht bereits in wenigen Minuten in vitro merkliche Pigmentmengen zerstören kann.

Die Extinktionswerte wurden mit einem Spektralphotometer von Zeiss (M4 Q) im gesamten Bereich des sichtbaren Spektrums von 5 mμ zu 5 mμ, in der Nähe der Maxima in geringeren Abständen aufgenommen. Dann wurde in der oben angegebenen Weise die Konzentration der einzelnen Pigmente errechnet. Zugleich aber wurden sämtliche Extinktionsspektren gezeichnet, wobei die gemessene Extinktion ( $E$ ) als Ordinate logarithmisch gegen die Wellenlänge aufgetragen wurde (vgl. Abb. 1). Auf diese Weise ist die Kurvenform von der Konzentration unabhängig. Solche „typischen Farbkurven“ (WEIGERT 1916) lassen sich durch einfache Ordinatenverschiebung mit der Standardextinktionskurve mehr oder weniger zur Deckung bringen. Aus der Ordinatendifferenz ergibt sich dann als ein genaues Mittel über alle Werte die Pigmentkonzentration der gemessenen Lösung, so daß sich die Ergebnisse der Rechnung vorzüglich nachprüfen lassen. Darüber hinaus fallen aber auf diese Weise

selbst die geringsten Abweichungen vom normalen Kurvenverlauf auf, wie sie in den Rohextrakten einer Mutante z. B. ein zusätzliches Pigment mit sich bringt (vgl. Abb. 20c). Solche Veränderungen wurden durch die Rechnung allein nie feststellbar sein, da nur die anfänglich bekannten Chloroplastenfarbstoffe in die Konstanten der Gleichungen eingegangen sind. Neben der quantitativen Pigmentbestimmung mit Hilfe der speziellen Absorptionskoeffizienten ist der charakteristische Verlauf der Standardextinktionskurven also die beste Handhabe für eine qualitative Analyse.

Mit dieser Methode erreichten wir Meßwerte, deren mittlerer Fehler stets unter 1% lag. Für eine solche Genauigkeit waren vor allem 3 Punkte von Bedeutung: 1. die Verwendung einer größeren Anzahl von Einzelpflanzen für jede Messung, um individuelle Schwankungen im Pigmentgehalt auszugleichen, 2. ein Analysengang, in dem die Blattfarbstoffe schnell, schonend und quantitativ extrahiert wurden und 3. die graphische Bestimmung der Pigmentkonzentration.

### c) Papierchromatographische Methoden

Eine zusätzliche, papierchromatographische Untersuchung war vor allem für die weitere Analyse der Carotinoide unumgänglich (vgl. BAYER 1952, LIND et al. 1953, HAGER 1955).

Von allen stärker in der Blattfarbe abweichenden Mutanten wurden die azetonischen Rohchlorophylllösungen aufsteigend, mit Filterpapier: Schleicher & Schüll Nr. 2043b und Entwicklergemisch I nach BAYER (1952) oder mit Nr. 2045b/1 und Entwicklergemisch nach HAGER 1955 getrennt. Dabei wurde besonders darauf geachtet, daß das Chlorophyll zwischen Auftrag und Entwickeln nicht auf dem Papier antrocknete, weil sonst Phäopigmentbildung und Carotinoidverlust die Folge waren. Zur Analyse speziell der gelben Pigmente wurden die Chlorophylle aus alkoholischen Rohchlorophylllösungen mit Benzin ausgeschüttelt, zweimal nachgewaschen und die untere, gelbe Fraktion für sich chromatographiert. Die Pigmentbanden wurden einzeln aus dem Chromatogramm eluiert und die Konzentration der Lösungen spektrophotometrisch ermittelt. Die Chromatogramme wurden stets unter einer UV-Lampe ausgewertet, unter der sich auch Spuren von Chlorophyll an ihrer typischen Rotfluoreszenz zuerkennen geben.

Auch die Lösungen, mit denen die speziellen Absorptionskoeffizienten festgelegt werden sollten (vgl. S. 191), wurden in dieser Weise papierchromatographisch (mit Filterpapier Schleicher & Schüll Nr. 2230) gewonnen. Ihre Konzentration wurde spektrophotometrisch bestimmt und ein bekanntes Volumen in Stickstoffatmosphäre getrocknet und gewogen. Die hier interessierenden speziellen Absorptionskoeffizienten sind in der Tabelle I zusammengestellt. Berücksichtigt man, daß 85%iges wäßriges Azeton als Lösungsmittel verwendet wurde, so stimmen sie mit den Daten in der Literatur hinreichend genau überein (vgl. MACKINNEY 1940, 1941, HARRIS und ZSCHEILE 1943, HOLM 1954).

## III. Zytologische Methoden

### a) Untersuchungen an lebenden Zellen

Es wurden Methoden verwendet, denen die Erfahrungen aus den Plastidenuntersuchungen von STRÜGGER und Mitarbeitern (STRÜGGER 1936, 1951, 1954; BARTELS 1955; KAJA 1954a, b, MUDRACK 1956) zugrunde liegen.

Im Hinblick auf eine kritische Bewertung der Fixierungsergebnisse war es von besonderer Bedeutung, daß die dünnen Kotsyledonen der *Arabidopsis*-Keimlinge eine direkte Beobachtung der lebenden Chloroplasten im *Totalpräparat* (lediglich mit isotonomischer Saccharoselösung, p.a. Merck, infiltriert) zulassen. Auf diese einfache Weise wurde der Durchmesser der Chloroplasten mit einem Okularmikrometer ausgemessen; auch ihre Struktur ließ sich, vor allem bei schwächer pigmentierten Mutanten, einwandfrei charakterisieren. Bei normal und stärker pigmentierten Chloroplasten wurden mit der Hand Quer- und Flächenschnitte der Kotsyledonen in isotonomischer Saccharoselösung hergestellt. Bei sehr blassen Mutanten war es von Vorteil, die Chloroplasten mit Rhodamin B (1:1000 in isotonomischer Saccharoselösung) zu färben. Erwähnt sei ferner, daß wir größte Sorgfalt darauf verwendeten, die Zellen schonend zu präparieren. Darum wurde die Konzentration der Saccharoselösungen für jede Mutante gesondert auf den *grenzplasmolytischen Wert* des jeweiligen Blattgewebes neu eingestellt. — Die Befunde der lichtmikroskopischen Untersuchungen wurden gegebenenfalls auch mit einem Fluoreszenzmikroskop nachgeprüft.

### b) Untersuchungen an fixierten Zellen

Als Ergänzung zu den Lebendbeobachtungen verwendeten wir eine *Gefrierschnittmethode*. Dazu wurden die kleinen Kottyledonen total, größere Blättchen in Streifen von 2 mm Breite mit einem Fixiergemisch von LEWITZKY (1911) (85 cm<sup>3</sup> 10%iges Formalin + 15 cm<sup>3</sup> 1%ige Chromsäure) im Vakuum infiltriert und 24 Std im Dunkeln fixiert. Dann wurden die Objekte direkt in 4%iges Formalin überführt und waren damit zum Schneiden vorbereitet. — Zum Vergleich wurden Blattstücke mit frisch hergestellter 2%iger, wäßriger Osmiumsäure 1 Std im Dunkeln fixiert, dann 12 Std in fließendem Wasser in einem Nyloonsäckchen gewässert und in 4%iges Formalin gebracht. Die hier darzustellenden Resultate erhielten wir unabhängig davon, mit welcher der beiden Lösungen gearbeitet wurde.

Die Blätter wurden in 4%igem Formalin eingefroren und mit dem Gefriermikrotom geschnitten. Diese Anordnung zogen wir dem üblichen Einfrieren in Wasser vor, weil 4%iges Formalin in gefrorenem Zustande weit besser dem Härtegrad der Objekte entspricht als reines Wasser. Die Schnitte wurden direkt vom Mikrotom auf einen Objektträger in einen Tropfen Rhodamin-B-Lösung (1:1000 in Leitungswasser) gebracht und waren nach 20 min angefärbt.

Als Mikroskop stand ein W-Stativ von Zeiss/Opton zur Verfügung. Alle Photographien wurden von fixierten und gefärbten Schnitten mit einer Plattenaufsatzkamera von Busch aufgenommen.

### c) Karyologische Untersuchungen

Bei einigen Mutanten wurde die Chromosomenzahl bestimmt. Dazu wurden Wurzelspitzen nach der üblichen Essigsäurekarminmethode zu Quetschpräparaten verarbeitet. In den außerordentlich kleinen Zellen der meristematischen Zone waren auswertbare Metaphasenplatten nur mit einiger Mühe zu finden. Da aber bei *Arabidopsis* die Anzahl der Chromozentren im Ruheknäuel der Chromosomenzahl entspricht (vgl. auch REITBERGER 1949, 1951), konnte mit ihrer Zählung das gleiche Ergebnis wesentlich schneller erzielt werden.

## IV. Statistik

Bei der statistischen Auswertung der Meßergebnisse wurden die Differenzen der Mittelwerte mit dem *t*-Test gesichert. Die Werte für  $p = 0,01$  wurden den Tabellen von FISHER und YATES (1949) entnommen. Als gesichert wurden alle Unterschiede angesehen, die den dreifachen mittleren Fehler übersteigen. Schwach gesicherten Ergebnissen wurden in dieser Arbeit die *P*-Werte beigelegt.

Die Spaltungen wurden mit der  $\chi^2$ -Methode geprüft. Ergab sich eine gesicherte Differenz zwischen Befund und Erwartung, so wurde der Rezessivenausfall, auf den solche Unterschiede in der Regel zurückgeführt werden konnten, derart berechnet, daß die Differenz zwischen Befund und Erwartung der doppelt rezessiven Individuen in Prozent der Erwartung dargestellt wurde.

## B. Empirischer Teil

### I. Festlegung der Vergleichswerte für die Untersuchung der Blattfarbmутanten an der Normalform

#### a) Aussehen und Entwicklung der Pflanzen

Für die Röntgenversuche stand eine mittelfrühe, sommerannuelle Rasse von *Arabidopsis thaliana* der Herkunft Antwerpen zur Verfügung. Diese wurde bisher in unseren Gewächshäusern in sechs aufeinander folgenden Generationen beobachtet, ohne daß eine Heterozygotie zutage getreten wäre. Dank der Autogamie von *Arabidopsis* war das Ausgangsmaterial also völlig homozygot.

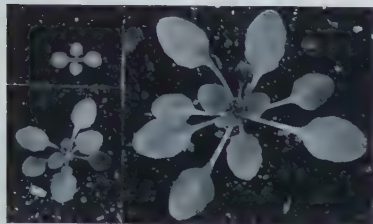
Über die Entwicklung der Pflanzen von ihrer Aussaat bis zur Samenreife gibt folgender Auszug aus dem Protokoll über eine Kontrollaussaat Auskunft:

20. 5. Aussaat.

21. 5. Samen gequollen.

22. 5. Radikula durchbricht die Samenschale.  
 23. 5. Radikula geotropisch gekrümmt; Kotyledonen sprengen die Samenschale und sind grünlichgelb gefärbt.  
 24. 5. Kotyledonen voll entfaltet und weiter ergrünt zu gelblich-grüner Farbe.  
 25. 5. Kotyledonen vollständig ergrünt.  
 30. 5. Anlage der ersten beiden Laubblätter [d. h. sie sind mit einer Lupe (8×) zu erkennen].

3. 6. Anlage des 3. Blattes (Abb. 2a).  
 6. 6. Anlage des 5. Blattes.  
 16. 6. Anlage des 10. Blattes (Abb. 2a).  
 Rosettendurchmesser 2,5 cm. Das 5. Blatt



a



b



c



d

Abb. 2a—d. *Arabidopsis thaliana*, Herkunft Antwerpen; Normalform der vorliegenden Untersuchungen in verschiedenen Entwicklungsstadien (vgl. das Protokoll S. 194 ff)

- a Normalform (20. 5.—3. 6.)<sup>1</sup> = links oben; Maßstab 1:1; (20. 5.—16. 6.) = links unten; 1:2; (20. 5.—23. 6.) = rechts; 1:2. b Normalform (20. 5.—30. 6.); 1:2. c Normalform (20. 5.—11. 7); 1:4. d Normalform (20. 11.—10. 3.), Winteraussaat kurz vor der ersten Blütenanlage; vgl. das entsprechende Entwicklungsstadium bei Sommeraussaat in Abb. 2a rechts; 1:2

hat als erstes die Gestalt eines Folgeblattes erreicht, die früheren hingegen sind einfacher gestaltete Primärblätter geblieben (vgl. RÖBBELEN 1957a).

23. 6. Erste Blütenanlage. 14-blättrige Rosette, ihr Durchmesser 6 cm (Abb. 2a).  
 24. 6. Blütenanlage deutlich geschoßt (0,5 cm hoch); das 12.—14. Blatt an der Infloreszenzachse als Stengelblatt mit hochgehoben.

<sup>1</sup> An dieser Stelle, nach Bezeichnung der Pflanze, ist bei allen Pflanzenaufnahmen als erstes der Aussaattermin und danach das Datum der Aufnahme angegeben.

30. 6. Erste Blüte geöffnet; Infloreszenzachse 9 cm lang; Rosettendurchmesser 7 cm. Das Flächenwachstum der Blätter ist weitgehend abgeschlossen; Gesamtfläche 16,1 cm<sup>2</sup> (Abb. 2b).
11. 7. Pflanzen verblüht; Infloreszenzhöhe 19 cm, nicht mehr weiter wachsend; Rosettenblätter beginnen zu vergilben (Abb. 2c).
13. 7. Erste Schote gelblich, ihre Länge 1,6 cm.
16. 7. Erste Schote geöffnet: 44 Samen, die vollreif und sofort keimfähig sind (Aussaat 16. 7.; erste Keimung beobachtet am 18. 7.).
26. 7. Alle Samen reif: Erntegewicht lufttrocken: 0,236 g (3,3% der Samen sind unvollkommen ausgebildet), Rosettenblätter sämtlich abgestorben, auch die Stengelblätter beginnen zu vergilben.

Die Vegetationsdauer, die bei dieser Kultur 57 Tage betrug, kann je nach den Wachstumsbedingungen von 52—144 Tagen variieren. Diese jahreszeitlichen Schwankungen der Umweltfaktoren prägen sich am stärksten in der vegetativen Entwicklung der Rosetten aus (LAIBACH 1951), die dementsprechend 10 oder bis 40 Laubblätter mit einer Gesamtflächen von 10,4 oder 68,7 cm<sup>2</sup> ausbilden können (vgl. Abb. 2a, rechte Rosette, mit Abb. 2d). Bei einer solchen *Variabilität der Wachstumsgrößen* genügte es für unsere Untersuchungen nicht, die Pflanzen unter möglichst gleichbleibenden Bedingungen aufzuziehen (vgl. S. 190). Es war ebenso notwendig, an den Kontrollpflanzen die Vergleichswerte jeweils genau festzulegen, worüber im folgenden berichtet sei.

Bei der Kennzeichnung der Pflanzenentwicklung diene als *Bezugssystem* die *Blattfläche*. Die Blätter wurden photographiert und ihre Fläche nach reichlicher Vergrößerung planimetriert. Vom physikalischen Standpunkt aus wäre ohne Zweifel die Blattfläche auch für den Pigmentvergleich die brauchbarste Bezugseinheit gewesen, da die Einstrahlung des Lichtes energetisch ebenfalls nur auf die Blattfläche bezogen werden kann. Doch war es nicht möglich, an den sehr kleinen Blättchen der Mutanten Blattflächen im nötigen Umfange schnell und genau genug auszumessen. Daher mußte bei den Pigmentanalysen das *Frischgewicht* als Bezugsgröße ausreichen, zu dessen Bestimmung die Blätter unmittelbar nach dem Abschneiden gewogen wurden. Für die physiologische Ausdeutung der gewichtsrelativen Werte sei aber darauf hingewiesen, daß die tägliche Gewichtszunahme eines Blattes seinem Flächenwachstum anfänglich vorauseilt (Tabelle 2). Erst mit der Bildung größerer Interzellularen im Mesophyll nimmt das Blattgewicht relativ zur Fläche wieder ab.

Tabelle 2. *Wachstum der Kotyledonen von Arabidopsis*  
(Mittelwerte aus Messungen an je 50 Keimlingen einer Aussaat)

| Tage<br>nach<br>der<br>Aussaat | Flächenzunahme  |                          | Gewichtszunahme |                          | Relatives<br>Gewicht<br>mg/mm <sup>2</sup> |                                           |
|--------------------------------|-----------------|--------------------------|-----------------|--------------------------|--------------------------------------------|-------------------------------------------|
|                                | mm <sup>2</sup> | tägliche<br>Zunahme<br>% | mg              | tägliche<br>Zunahme<br>% |                                            |                                           |
| 4                              | 0,7             |                          | 0,06            |                          | 0,086                                      | Kotyledonen entfaltet                     |
| 6                              | 1,5             | 50                       | 0,18            | 80                       | 0,120                                      | Kotyledonen völlig ergrünt                |
| 8                              | 3,7             | 54                       | 0,42            | 45                       | 0,114                                      | Erste Bildung größerer<br>Interzellularen |
| 10                             | 5,9             | 20                       | 0,61            | 13                       | 0,102                                      | Anlage der beiden ersten<br>Primärblätter |
| 12                             | 7,1             | 8                        | 0,70            | 6                        | 0,098                                      |                                           |
| 20                             | 7,9             | 0,6                      | 0,76            | 0,6                      | 0,095                                      |                                           |

Der erste *Vergleichswert*, der bei allen Kulturen gemessen wurde, erfaßte die *Wachstumsgeschwindigkeit* der einzelnen Pflanzen: 30 Tage nach der Aussaat wurden von je 20 Rosetten die Anzahl und Gesamtfläche der Laubblätter (stets ohne Kotyledonen und mit Stengelblättern) bestimmt. Die *Gesamtwachstumsleistung* der Pflanzen läßt sich erst ermitteln, wenn die Blattrosette ausgewachsen ist, d.i. zu Beginn der Blüte. Bei allen Versuchsserien wurden darum auch zu diesem Zeitpunkt noch einmal wie vorher Blattanzahl und -fläche protokolliert.

Vergleicht man das *Wachstum der einzelnen Laubblätter*, so ist zweierlei zu beachten: 1. Erst das 8. Blatt an einer ausgewachsenen Rosette hat die volle Größe erreicht: die älteren sind entsprechend ihrer Insertion kleiner geblieben (vgl. RÖBBELEN 1957a). 2. Die später angelegten Blätter wachsen bedeutend schneller: so hat vergleichsweise das 1. Laubblatt sein Wachstum nach 16 Tagen, das 4. nach 14 und das 10. nach 12 Tagen abgeschlossen. Diese Beobachtungen lehren eindeutig, daß für einzelne Blätter von verschiedenen Rosetten *vergleichbare Werte nur bei gleicher Insertion und gleichem Alter* zu erreichen sind. Es wurde deshalb für alle Untersuchungen an Laubblättern das 4. oder 10. Rosettenblatt genommen, sofern nicht eine besondere Fragestellung auch andere Blätter und Entwicklungsstadien erforderte. Viele Blattfarbmutanten konnten nämlich überhaupt keine Laubblätter anlegen. Sie starben ab, ehe die Kotyledonen der gleich alten Normalform ausgewachsen waren. Darum wurden die vergleichenden Pigmentuntersuchungen bei diesen Mutanten schon an 10 Tage alten Keimlingen durchgeführt. Diese haben die meisten Reservestoffe aus den Samen bereits verbraucht, sind aber noch nicht degeneriert.

Schließlich wurde von allen Versuchspflanzen das Datum protokolliert, an dem 50% von ihnen ihre *erste Blüte* geöffnet hatten. Zudem wurden die Samen, um einen ersten Anhaltspunkt für die *Fertilität* der Pflanzen zu erhalten, täglich kurz vor dem Aufspringen der Schoten geerntet und lufttrocken gewogen. Auch wurde in Auszählungen von  $3 \times 200$  Samen der Prozentsatz an tauben und nicht ausgebildeten Körnern ermittelt. War außer der zygotischen auch das Ausmaß einer gonischen Sterilität von Interesse, so wurden unter dem Mikroskop nach Essigsäurekarminfärbung Pollenzählungen durchgeführt und die Anzahl aller Körner, die unausgebildet oder tot (= ungefärbt) waren, in Prozent der normalen errechnet. Für die Normalform liegen beide Werte gewöhnlich weit unter 5%.

### b) Der Pigmentgehalt der Blätter

Mit der beschriebenen Variabilität des Blattwachstums geht eine mindestens ebenso große der Chloroplastenpigmente einher.

Vom Zeitpunkt der ersten Anlage des 10. Blattes an wurde täglich von fünf verschiedenen, aber vergleichbaren Rosetten der Normalform jeweils das 10. Blatt entnommen, gewogen und sein Gehalt an Chloroplastenfarbstoffen bestimmt. Es ergab sich (Abb. 3), daß die *absoluten Pigmentmengen* solange ansteigen, wie das Blatt wächst. Danach bleibt der Chlorophyllgehalt längere Zeit hindurch konstant, bis er mit dem Absterben der Blätter zugleich schnell absinkt. Daß in den Blättern eine ganze Zeitlang ein recht gleichmäßiger Chlorophyllspiegel aufrechterhalten wird, war für unsere Untersuchungen sehr vorteilhaft! — Die *relativen Werte der Pigmentmengen* (bezogen auf Frischgewicht) zeigen, daß die Farbstoffsynthese anfänglich schneller abläuft, als das Blattwachstum. Nach wenigen

Tagen erreicht der Anstieg der relativen Werte aber bereits sein Maximum. Offensichtlich werden nun die Chloroplastenpigmente nur noch auf das zunehmende Blattvolumen verteilt. Dadurch wird, betrachtet man allein die

relativen Werte, ein Farbstoffabbau vorgetäuscht, der in Wirklichkeit in der Normalform erst kurz vor dem Vergehen der Blattrosette einsetzt. Bei der Untersuchung wachsender Blätter ist das zu beachten. — Von der äußeren Färbung wachsender Blätter auf ihren Farbstoffgehalt zu schließen erwies sich im Vergleich mit den spektrophotometrischen Daten als nur bedingt zulässig. Junge Blätter sehen nämlich in der Regel heller aus als ältere, auch wenn ihr Farbstoffgehalt objektiv übereinstimmt. Für die Farbgebung der Blätter scheinen also auch die Anatomie des Blattes (Cuticulaausbildung, Interzellularengroße, Behaarung und anderes) und zytologische Faktoren (vgl. S. 201) von Bedeutung zu sein.

Bei einem Farbvergleich ausgewachsener Blätter, insbesondere bei Blättern gleicher Insertion, spielen diese Beziehungen keine Rolle mehr. Hier ist

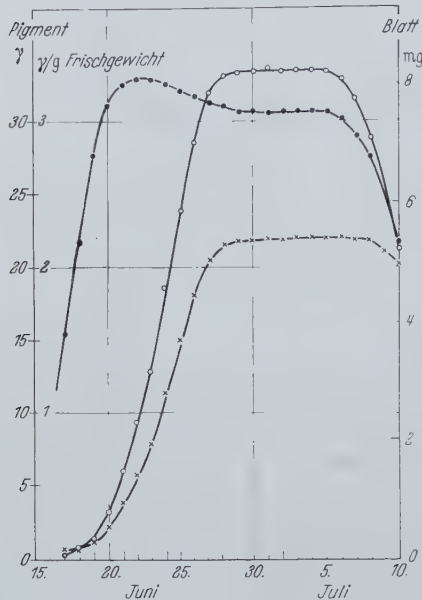


Abb. 3. Pigmentgehalt und Wachstum des 10. Blattes von *Arabidopsis* (Mittelwerte aus 5 Messungen); absoluter Pigmentgehalt ○ ○; relativer Pigmentgehalt ● ● und Blattgewicht × — ×

Tabelle 3. Chloroplastenpigmente in den Blättern einer ausgewachsenen Rosette von *Arabidopsis* (Mittelwerte aus 3 Messungen in γ je g Frischgewicht)

| Blattstellung |    | Gesamt-pigment | a    | b   | x + c | a<br>b | a + b<br>x + c |
|---------------|----|----------------|------|-----|-------|--------|----------------|
| Kotyledonen   |    | 1664           | 954  | 335 | 374   | 2,85   | 3,45           |
| Primärblätter | 1  | 2178           | 1237 | 431 | 510   | 2,84   | 3,27           |
|               | 2  | 2212           | 1272 | 436 | 504   | 2,92   | 3,39           |
|               | 3  | 2442           | 1399 | 496 | 547   | 2,82   | 3,47           |
|               | 4  | 2545           | 1438 | 512 | 585   | 2,81   | 3,33           |
| Folgeblätter  | 5  | 2675           | 1544 | 534 | 597   | 2,89   | 3,49           |
|               | 6  | 2720           | 1569 | 549 | 602   | 2,86   | 3,52           |
|               | 7  | 2718           | 1558 | 534 | 626   | 2,92   | 3,35           |
|               | 8  | 2840           | 1681 | 587 | 652   | 2,86   | 3,49           |
|               | 9  | 2843           | 1624 | 576 | 643   | 2,83   | 3,42           |
|               | 10 | 2918           | 1663 | 582 | 673   | 2,86   | 3,33           |
|               | 11 | 2888           | 1658 | 555 | 675   | 2,99   | 3,28           |
|               | 12 | 2887           | 1671 | 597 | 659   | 2,80   | 3,44           |
|               | 13 | 2855           | 1642 | 571 | 642   | 2,87   | 3,46           |
|               | 14 | 2688           | 1562 | 536 | 608   | 2,91   | 3,44           |

lediglich zu berücksichtigen (Tabelle 3), daß die Primärblätter wesentlich weniger Chloroplastenpigmente ausbilden als die Folgeblätter und daß vor allem die Kotyledonen mit einem Farbstoffgehalt von nur etwa 60% weit hinter diesen zurückstehen. Erst vom 8. Blatt an haben die Rosettenblätter einen etwa gleichen rela-

tiven Pigmentgehalt. Die Zusammensetzung des Rohchlorophylls ist bei allen ausgewachsenen Blättern weitgehend gleich; in den Jugendblättern sind also die Chlorophylle und Carotinoide im gleichen Verhältnis vermindert.

Die Zusammensetzung der Chloroplastenpigmente im Verlauf der Blattentwicklung scheint sich in Rosettenblättern wie in Kotyledonen in der gleichen Weise zu verändern, doch ließ sich das experimentell nur bei letzteren ausreichend gut erfassen; denn ohne mühevolltes Präparieren war hier eine große Anzahl junger, gerade ergrünender Blätter zu beschaffen. Die Keimlinge wurden im Gewächshaus in Petrischalen auf feuchtem Fließpapier herangezogen und beginnend am zweiten Tage nach der Aussaat alle 6 Std, später in größeren Zeitabständen, auf ihre Farbstoffe hin analysiert. Die Kurven der Abb. 4 haben die aus Abb. 3 bekannte Form. Die Chloroplastenpigmente entstehen während des Ergrünerens in bestimmter Aufeinanderfolge. Zuerst bilden sich Carotinoide aus, unter ihnen die Xanthophylle schneller als die Carotine (das bedingt ein höheres  $x/c$ -Verhältnis in jüngeren Stadien). Es folgen die Chlorophylle, und zwar Chlorophyll a vor b (also anfänglich ein höheres  $a/b$ -Verhältnis). Doch haben die Chlorophylle sehr bald den Vorsprung der Carotinoidsynthese eingeholt, wodurch bereits am 5. Tage nach der Aussaat die normale Pigmentzusammensetzung in den Kotyledonen erreicht wird.

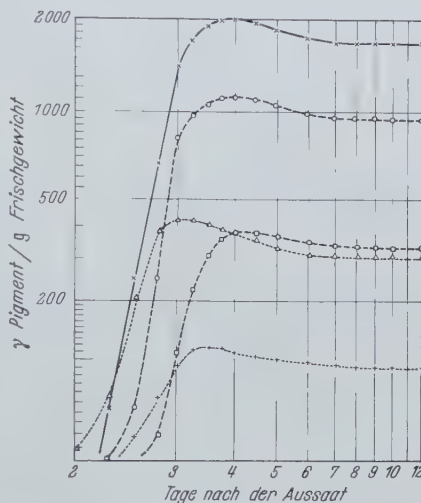


Abb. 4. Pigmentgehalt der Kotyledonen von *Arabidopsis* im Verlauf ihrer Entwicklung (Mittelwerte aus 3 Messungen); Rohchlorophyll  $\times$  —  $\times$ ; Chlorophyll a  $\circ$  —  $\circ$ , Chlorophyll b  $\square$  —  $\square$ , Carotine — — — und Xanthophylle  $\Delta$  — —  $\Delta$

In den jüngsten Entwicklungsstadien der Folgeblätter (etwa bis zu 2,5 mm Länge) konnte eine geringe Differenz zwischen den Chlorophyllmengen in *Blattbasis* und *-spitze* festgestellt werden. Sobald die Blätter aber mit einem kleinen Stielchen etwas aus der Rosettenmitte herausragen, sind die Chloroplastenpigmente wie in allen folgenden Stadien über die ganze Blattspreite völlig gleichmäßig verteilt.

Da sich in der Literatur immer wieder Angaben über *tagesperiodische Schwankungen* des Farbstoffgehaltes in grünen Blättern finden (HENRICI 1926, BUKATSCH 1939, WENDEL 1950, SIRONVAL 1953), wurde unser Objekt auch daraufhin beobachtet. Die Pflanzen standen während dieser Versuche ohne besondere Beschattung im Gewächshaus. Auch nach starker Sonneneinstrahlung konnte am Abend keine gesicherte Differenz gegenüber den Farbstoffmengen am Morgen festgestellt werden (entsprechend den Befunden von WILLSTÄTTER und STOLL 1918, SEYBOLD 1941a, EGGLE 1944). Lediglich nach drei aufeinanderfolgenden Sonnentagen wurde im Mittel von 5 Messungen eine deutliche Chlorophyllabnahme gegenüber beschatteten Pflanzen gefunden (Tabelle 4). Sie war auch am Morgen des 4. Tages noch nachzuweisen und also eine einfache Folge des verstärkten Abbaues der Chloroplastenpigmente im direkten Sonnenlicht.

Tabelle 4. *Ausbleichen der Rosettenblätter von Arabidopsis im Gewächshaus nach mehreren Sonnentagen; Chloroplastenpigmente des 10. Blattes*  
(Mittelwerte aus 5 Messungen in  $\gamma$  je g Frischgewicht)

|                           | Gesamt-<br>pigment | a    | b   | x + c | $\frac{a}{b}$ | $\frac{a + b}{x + c}$ |
|---------------------------|--------------------|------|-----|-------|---------------|-----------------------|
| Direktes Sonnenlicht . .  | 2739               | 1547 | 514 | 678   | 3,01          | 3,04                  |
| Diffuses Tageslicht . . . | 2985               | 1714 | 590 | 681   | 2,90          | 3,39                  |

Für die *vergleichenden Untersuchungen an den Blattfarbmutanten* konnten die Blätter also zu beliebiger Tageszeit geerntet werden. Von allen anderen Versuchsdaten war aber entsprechend den vorstehenden Befunden ein sehr genaues Protokoll erforderlich. Die Größe und das Alter eines Blattes, seine Stellung in der Rosette, die Geschwindigkeit seines Wachstums und die Umweltverhältnisse während seiner Entwicklung können seinen Pigmentgehalt wesentlich beeinflussen.

Von allen Blattfarbmutanten aus den Röntgenversuchen wurde der *Gehalt an Chloroplastenpigmenten in zwei Entwicklungsstadien der Pflanzen bestimmt* und mit der Normalform (Tabelle 5) verglichen. Erstens wurden die Kotyledonen

Tabelle 5. *Chloroplastenpigmente der Arabidopsis-Normalform*  
(Aussaat 20.5; Mittelwerte aus 5 Messungen und mittlerer Fehler, in  $\gamma$  je g Frischgewicht)

|                        | Gesamt-<br>pigment | a              | b             | a + b | c             | x             | x + c | $\frac{a}{b}$ | $\frac{x}{c}$ | $\frac{a + b}{x + c}$ |
|------------------------|--------------------|----------------|---------------|-------|---------------|---------------|-------|---------------|---------------|-----------------------|
| 10 Tage alte Keimlinge | 1678               | 946 $\pm$ 4,1  | 326 $\pm$ 1,2 | 1272  | 98 $\pm$ 1,3  | 308 $\pm$ 2,4 | 406   | 2,90          | 3,14          | 3,04                  |
| 30 Tage alte Rosetten  | 2915               | 1676 $\pm$ 6,2 | 578 $\pm$ 1,7 | 2254  | 159 $\pm$ 1,9 | 502 $\pm$ 2,7 | 661   | 2,89          | 3,17          | 3,03                  |

von *10 Tage alten Keimlingen* untersucht, die zu diesem Zeitpunkt zwar noch nicht ausgewachsen sind, aber doch schon die endgültigen relativen Pigmentmengen erkennen lassen (vgl. Abb. 4) und zudem auch von stark geschädigten Mutanten noch ziemlich gut herangezogen werden können (vgl. S. 203). Sodann wurden die Menge der Blattfarbstoffe in *30 Tage alten Rosetten* ermittelt. Die Werte ergeben vor allem bei buntblättrigen Mutanten nur einen sehr rohen Anhaltspunkt für die wahren Pigmentverhältnisse, sind jedoch für eine erste Ordnung der verschiedenen Typen am ehesten geeignet. Zudem prägen sich die mutierten Eigenschaften, selbst wenn die Mutanten im Laufe ihrer Entwicklung die Farbe ändern, zu diesem Zeitpunkt besonders klar aus. — Für eingehendere Analysen wurden zusätzlich einzelne Blätter oder andere Entwicklungsstadien der Pflanzen untersucht.

Als letztes sei in diesem Zusammenhang auf die „*Schattenkulturen*“ hingewiesen (vgl. S. 190). Bei einer Lichtintensität von 500 Lux ist die Normalform im Wachstum bereits stark gehemmt: Die Rosetten sind nach 30 Tagen nur  $\frac{1}{4}$  so groß wie die normalen Tageslichtkulturen, blühen erst über einen Monat später und sind weitgehend steril; die Blätter haben oft nur 2 statt 3 Schwamm-parenchymschichten und sehr große Interzellularen; die Chloroplasten sind fast 25% kleiner als in der Normalform. Die Zusammensetzung der Blattpigmente ist der Tabelle 6 zu entnehmen. Chlorophyll a und die Carotine sind relativ zu Chlorophyll b und den Xanthophyllen vermindert. Daß die Carotinoide insgesamt gegenüber den Tageslichtkulturen wesentlich vermehrt sind, ist möglicherweise eine Folge der starken Beschattung. Unsere „*Schattenkulturen*“ sind also

nicht direkt mit den Schattenblättern der Laubbäume zu vergleichen, bei denen SEYBOLD und EGGLE (1937, 1938) infolge des veränderten Lichtfeldes in gleicher Weise eine Abnahme von  $a/b$  und eine Zunahme von  $x/c$ , nicht aber eine Abnahme von  $a + b/x + c$  fanden.

Tabelle 6. Chloroplastenpigmente in 30 Tage alten Rosetten aus Tageslicht- und Schattenkulturen von *Arabidopsis*

(Mittelwerte aus 3 Messungen in  $\gamma$  je g Frischgewicht)

|              | Gesamt-<br>pigment | $a$  | $b$ | $c$ | $x$ | $\frac{a}{b}$ | $\frac{x}{c}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ |
|--------------|--------------------|------|-----|-----|-----|---------------|---------------|-------------------|
| Tageslicht . | 2915               | 1676 | 578 | 159 | 502 | 2,86          | 3,17          | 3,41              |
| Schatten . . | 2099               | 949  | 479 | 138 | 533 | 1,98          | 3,87          | 2,13              |

### c) Die Chloroplasten, ihre Anzahl, Größe und Struktur

Bei den Blütenpflanzen ist in noch stark wachsenden Blättern die Anzahl der Chloroplasten schon weitgehend konstant, da diese ihr Teilungswachstum bereits auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium abschließen. Bei den Chloroplastenzählungen brauchte also keine Rücksicht auf die jeweilige Größe des Blattes genommen werden, wenn nur einigermaßen ausdifferenzierte Blätter verwendet wurden. Demgegenüber unterscheiden sich Palisadenzellen und Schwammparenchym eines einzelnen, z.B. des 10. Blattes mit durchschnittlich 18,9 bzw. 12,3 Chloroplasten je Zelle recht erheblich voneinander. Überdies ist der mittlere Chloroplastendurchmesser in den Palisadenzellen um 18,1% größer. Da außerdem ihr Zellvolumen um 12,4% geringer ist, nehmen die Chloroplasten der Palisadenzellen relativ zum Zellinhalt gut das Doppelte des Volumens ein wie in den Schwammparenchymzellen. Darum wurden von allen Mutanten in der Regel nur die Chloroplasten der Palisadenzellen zum Vergleich herangezogen und vornehmlich an 10 Tage alten Kotyledonen untersucht. Ihre Chloroplasten haben zu diesem Zeitpunkt nicht nur die endgültige Anzahl (28,0 je Zelle), sondern mit einem Durchmesser von  $6,08 \mu$  auch die endgültige Größe (von  $6,21 \mu$ ) schon fast erreicht ( $P=0,04$ ), obwohl die Kotyledonen ihr Flächenwachstum noch nicht beendet haben. Damit findet die Vorstellung, daß in der letzten Phase des Blattwachstums eine bestimmte Menge von Chloroplastenpigmenten auf ein größeres Blattvolumen verteilt wird (vgl. S. 198), ihre zytologische Grundlage. Da aber die absolute Chlorophyllmenge in den Blättern solange ansteigt, als sie noch wachsen (vgl. S. 197), werden folglich die Chloroplasten nach Abschluß ihres Wachstums noch stärker gefärbt, was selbst bei gleichem relativem Pigmentgehalt dem Blattaußen einen dunkleren Farbton verleiht.

Daß die älteren Chloroplasten nicht nur absolut, sondern auch auf ihr Volumen bezogen mehr Chlorophyll enthalten als die jüngeren, prägt sich auch in ihrem inneren Aufbau aus. Abgesehen von den jüngsten Entwicklungsstadien (Durchmesser  $< 2,05 \mu$ ), in denen sich ohne Vorbehandlung im Leben keinerlei Feinstruktur erkennen läßt, haben die Chloroplasten in allen Blättern der Normalform auch in ungefärbten, lebenden Präparaten eine sehr deutlich erkennbare Granenstruktur (Abb. 5). Die Anzahl der Granen nimmt mit dem Wachstum der Chloroplasten ständig zu und hat in den Palisadenplastiden 10 Tage alter Kotyledonen mit 48,3 je Chloroplast ihren Endwert erreicht. Für ihre Größe (im Mittel  $0,51 \mu$

Durchmesser) konnte keine sichere Differenz im Laufe des Plastidenwachstums festgestellt werden. Nur an 30 Tage alten Keimlingen wurden in den Palisadenplastiden der Kotyledonen gegenüber 10 Tage alten etwas größere Granen mit einem Durchmesser von  $0,56 \mu$  ( $P=0,03$ ) gemessen. Demnach entspricht dem zunehmenden Pigmentgehalt der Chloroplasten in ihrer Wachstumsphase ein Teilungswachstum gleich großer Granen, nach Abschluß ihres Wachstums ein Größenwachstum. Doch variieren Größe und Anzahl der Granen mit den Umweltbedingungen außerordentlich stark (vgl. ABEL 1956). Eine abweichende Granenstruktur wurde darum nur an solchen Mutanten genauer untersucht, bei denen sie von vornherein besonders auffällig gewesen war.

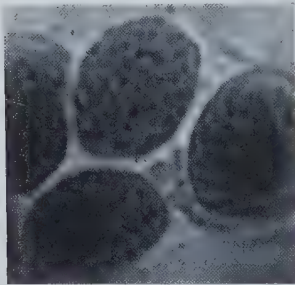


Abb. 5. Normalform; Chloroplasten aus Palisadenzellen; 2000:1

Als Anhaltspunkt für die Leistungsfähigkeit der Chloroplasten von Mutanten wurde die *Stärkebildung* in ihnen beurteilt. In der Normalform lassen sich in den Palisadenplastiden von 10 Tage alten Kotyledonen in der Regel 3—5 mittelgroße, polyedrische Stärkekörner mit Lugol anfärben. Bei den Blattfarbmутanten war es zuweilen notwendig, kleinere Stärkekörner durch Vorquellen mit Chloralhydrat (STRASBURGER 1884) oder an ihrer Nichtfärbbarkeit mit Rhodamin B gegenüber den Granen der Chloroplasten kenntlich zu machen.

## II. Beschreibung der bearbeiteten Blattfarbmутanten und die Ergebnisse der Untersuchungen

### a) Einführung

Wie einleitend erwähnt, fanden wir nach Röntgenbestrahlung<sup>1</sup> eine große Anzahl in der Blattfarbe veränderter Phänotypen, von denen viele auf rezessive, *monohybrid spaltende Mutationen* zurückzuführen waren. Eine unvollständige Dominanz der Grünfärbung über den Farbdefekt wurde nur selten beobachtet, eine Rezessivität nur einmal. Zu einem erheblichen Teil handelte es sich bei diesen Mutanten aber um vorwiegend morphologisch veränderte Varianten, bei denen die Mutation auf Grund polyphäner Wirkungen zugleich auch einen mehr oder weniger ausgeprägten Farbdefekt hervorruft. So trat neben vielen anderen z.B. mehrfach (4mal) eine Mutante mit gelblich-grünen und kleinen, ovalen, ganzrandigen Blättern auf, oder eine andere mit tief dunkelgrünen, ungestielten Blättern und einer gedrungenen Rosette, eine weitere mit dunkleren Blättern, die einen löffelförmig aufgebogenen Rand besaßen oder schließlich eine hellere Form, in deren Blättern das Mesophyll extrem mißgebildet war. Solche Mutanten wurden hier nicht untersucht. Nur wenn die abweichende Blattfarbe das auffallendste Merkmal war oder die Änderungen im Habitus der Pflanze jedenfalls als „*farbabhängig*“ angesehen werden konnten (vgl. z. B. den kümmerlichen Wuchs der Rosette in Abb. 6a), wurden sie eingehender bearbeitet.

<sup>1</sup> Die hier untersuchten Mutanten traten nach Bestrahlung 36 Std vorgequollener Samen auf; Röntgenröhre Typ EWG 120/20 ö, 188 kV, 15 mA, Vorfilterung 0,05 mm Cu; Dosis 4000—24000 r. Eine subletale Dosis von 16000 r ergab die größte Ausbeute an Blattfarbmутanten.

Neben den lebensfähigen Blattfarbmutanten, die mindestens einige kleine Laubblätter ausbilden konnten, traten in den Röntgenversuchen aber auch zahlreiche *Formen mit letalen Keimlingen* auf. Diese konnten in der Regel zwar ihre Kotyledonen entfalten, aber keine weiteren Blätter anlegen und starben, sobald ihre Reservestoffe verbraucht waren. In den Heterozygoten aber ließen sich solche Mutationen erhalten und durch Aussaat „spaltender“ Samen in wenigen Tagen und in größerer Anzahl wieder heranziehen. Dadurch war es möglich, die Veränderungen an den Chloroplasten und ihren Pigmenten auch an diesen kleinen Pflänzchen empirisch wie experimentell zu erfassen. Denzytologischen Untersuchungen kam weiterhin zugute, daß die Kotyledonen bei allen diesen Mutanten einen fast identischen äußeren wie inneren Aufbau besitzen, da offenbar die endgültige Anzahl ihrer Zellen und Zellschichten schon während der Embryoentwicklung auf der Mutterpflanze festgelegt wird. Zudem sind anfangs alle Entwicklungs- und Wachstumsprozesse in den jungen Keimpflanzen autonome Vorgänge, die mit Hilfe der Reservestoffe des Samens von den Außenbedingungen weitgehend unabhängig ablaufen. Alle Abweichungen von der normalen Chloroplastengestalt und Pigmentsynthese in den jungen Kotyledonen, erlauben uns folglich, auf direkte Wirkungen der Mutation zu schließen. Die Untersuchungen an den letalen Blattfarbmutanten sind also eine wertvolle Ergänzung für die Befunde an den lebensfähigen.

Dank der kurzen Vegetationsdauer von *Arabidopsis* war es nicht schwierig, über die *Genetik der Farbvarianten* Auskunft zu erhalten. Im allgemeinen brauchten nur die Spaltungsverhältnisse in den Nachkommenschaften heterozygotischer Pflanzen protokolliert zu werden. — Mehrfach fanden sich phänotypisch vollständig gleiche Formen. In solchen Fällen versuchten wir, durch Kreuzungen die Identität des mutierten Erbfaktors zu belegen. Bei Farbmutanten mit letalen Keimlingen oder sterilen Rosetten wurden jeweils die für den betreffenden Faktor heterozygotischen Formen miteinander gekreuzt. In den seltensten Fällen waren diese allerdings bereits äußerlich von den homozygotisch normalen zu unterscheiden. Ihre Heterozygotie ließ sich erst an der Aufspaltung ihrer Nachkommenschaft in der folgenden Generation erkennen, so daß die Kreuzungspartner aus einer „spaltenden“ Generation immer nur blind herausgesucht werden konnten und fast  $\frac{1}{3}$  der Bestäubungen vergeblich waren. Spalteten aus diesen Kreuzungen in der folgenden Generation farbdefekte Keimlinge (im Verhältnis 3:1) heraus, so war ein und dasselbe Gen Ursache für den gleichen Phänotypus gewesen, waren die Tochterpflanzen normal, so waren die Mutanten in bezug auf die mutierte Anlage verschieden. — Bei fertilen Mutanten war das Ergebnis einfacher dadurch zu erreichen, daß jeweils die doppelt rezessiven Formen miteinander gekreuzt wurden. Gleich die folgende Generation der Normalform, so hatte an zwei verschiedenen Genen eine Mutation stattgefunden, gleich sie den Mutanten, so war in beiden Fällen der gleiche Erbfaktor mutiert.

Eine Übersicht über die untersuchten Blattfarbmutanten geben die Tabellen 16 und 17. In ihnen sind die Formen vornehmlich nach steigendem *Pigmentgehalt* geordnet, da dieser den eindeutigsten, objektiven Maßstab für eine Gruppierung darstellt. Entsprechend einer zunehmenden Grünfärbung der Phänotypen wurde ihre Farbe folgendermaßen charakterisiert: weiß, cremefarben, blaßgelb, gelb, grünlichgelb, gelbgrün, gelblichgrün, hellgrün, grün und dunkelgrün. Diese

Bezeichnungen, mit denen die einzelnen Phänotypen beschrieben werden können, werden in der Literatur leider wenig einheitlich gehandhabt. Bei der Benennung unserer Mutanten beschränkten wir uns auf Begriffe, die GUSTAFSSON (1940) in seinem für alle Blattfarbmutanten sehr nützlichen und übersichtlichen System verwendete. Dementsprechend unterscheiden wir die Mutanten:

1. *albina* = weiß oder cremefarben;
2. *xantha* = blaßgelb bis grünlichgelb;
3. *viridis* = grünlichgelb bis hellgrün;
  - a) *virescens* = im Verlauf des Wachstums ergrünend,
  - b) *chlorina* = stets gleichmäßig gelblich gefärbt,
  - c) *lutescens* = im Verlauf des Wachstums ausbleichend.

Freilich sind diese Gruppen nicht scharf voneinander getrennt, und es gibt alle Übergangsfärbungen zwischen ihnen, die nicht allein durch eine veränderte Gesamtmenge an Chloroplastenfarbstoffen, sondern auch durch das wechselnde gegenseitige Verhältnis ihrer Komponenten bestimmt werden. Dieses wird in den Tabellen durch die üblichen Farbquotienten:  $a/b$ ,  $x/c$  und  $a + b/x + c$  gekennzeichnet. Wie stark die einzelnen Mutanten im Verlaufe ihrer Entwicklung ergrünen oder auch ausbleichen können, läßt sich überdies in der Spalte 11 der Tabelle 16 erkennen, in der die Zunahme des Gesamtpigmentgehaltes der 30 Tage alten Rosetten in Prozent der Farbstoffmenge 10 Tage alter Keimlinge angeführt ist.

Die Werte der Tabellen 16 und 17 wurden zum großen Teil im Hauptversuch (Mai bis Juli 1956) ermittelt, stammen zum anderen Teil aber auch schon aus Versuchen des Vorjahres. Wegen der unterschiedlichen Kulturbedingungen wurden sie im letzteren Falle über die jeweiligen Kontrollaussaaten auf die Bedingungen des Hauptversuches umgerechnet, so daß die Zahlen aller Tabellen direkt vergleichbar sind.

Bei den Röntgenversuchen waren sämtliche  $X_1$ -Pflanzen<sup>1</sup>, die Samen ansetzen konnten, für jede Strahlendosis getrennt durchnummeriert worden. Die Protokollnummern in den Tabellen (Spalte 1) bezeichnen dementsprechend zuerst die Höhe der Dosis (in 1000 r), die auf den Samen eingestrahlt wurde, und an zweiter Stelle die Nummern der  $X_1$ -Pflanze, aus deren Nachkommenschaft die betreffende Mutante herauspaltete. Bei einigen phänotypisch sehr ähnlichen Mutanten stehen die Kreuzungen noch aus, die auch die genotypische Übereinstimmung der betreffenden Formen beweisen. Wenn in solchen Fällen alle Anzeichen auf eine identische Mutation hindeuten, wurden für diese Protokollnummern die Mittelwerte aller Messungen in einer Zeile zusammengefaßt und lediglich in der ersten Spalte mit einem ? gekennzeichnet.

Zwecks weiterer Vereinfachung wurden genotypisch zwar verschiedene, aber phänotypisch mehr oder weniger gleichartige Mutationen in der letzten Rubrik der Tabellen 16 und 17 zusammengefaßt. Dabei erhielten die lebensfähigen (vitalen) den Buchstaben „V“, die Mutanten mit letalen Keimlingen die Bezeichnung „L“ und beide eine fortlaufende Nummer. Diese Gruppierung in 27 lebensfähige und 16 letale Phänotypen liegt unserer Darstellung zugrunde.

Wenn nicht besonders vermerkt, gilt die folgende kurze Charakteristik für die doppelt rezessiven Genotypen, für welche die wesentlichen Angaben zu den Werten der Normalform (N) in Beziehung gesetzt worden sind. Wie schon erwähnt, gleichen viele der untersuchten

<sup>1</sup> Die Generation, die aus röntgenbestrahlten Samen aufgezogen wurde, wird  $X_1$ -Generation genannt. Damit wird auf ihre entwicklungsphysiologischen Besonderheiten hingewiesen (KOERNICKE 1915, VON ROSEN 1942, SAX 1955 u.a.). Die folgende Generation, in der die neu aufgetretenen, rezessiven Allele herauspalten, ist in der Regel von einer normalen Kreuzungsnachkommenschaft nicht zu unterscheiden und kann deshalb wie diese als  $F_2$  bezeichnet werden.

Mutanten abgesehen vom Farbdefekt und entsprechenden „farbabhängigen“ Veränderungen im äußeren und inneren Aufbau recht weitgehend der Normalform. Die Beschreibung soll darum nur die Merkmale hervorheben, die sie von der Normalform unterscheiden oder die im Zusammenhang unserer Fragestellung von Bedeutung sind.

*b) Die lebensfähigen Blattfarbmутanten (vgl. Tabelle 16)<sup>1</sup>*

**1. Gleichmäßig heller gefärbte Mutanten. V 1:** Die Keimlinge wie auch die ausgewachsenen Rosetten sind gleichmäßig grünlichgelb (Abb. 6a). Das Wachstum bleibt weit hinter der Normalform zurück, wodurch die vegetative Entwicklung der Mutante sich über gut die doppelte Zeit hinzieht. Als endgültige Größe erreicht die Rosette nur eine Blattfläche von 8% der N.; allerdings ist die Anzahl ihrer Blätter sogar etwas größer. Aus den wenigen Blüten entstehen kleine Schoten, in denen sich durchweg aus jeder Samenanlage ein voll ausgebildeter Same entwickelt. Nur 9% der Samen bleiben taub, ihre Keimfähigkeit ist normal.

Mit einem Gehalt an Chloroplastenpigmenten in den Kotyledonen von 42% der N. ist diese Mutante unter den bearbeiteten, lebensfähigen *chlorina*-Typen diejenige mit den wenigsten Blattfarbstoffen. Unter ihnen überwiegen die Carotinoide weitaus. Die Menge des Gesamtchlorophylls liegt daher 70% unter der normalen. Zwischen Kotyledonen und Laubblättern findet sich fast der gleiche Unterschied im Pigmentgehalt wie bei der Normalform (eine Zunahme von 74%); die Carotinoide haben in den Laubblättern zugunsten der Chlorophylle ein wenig abgenommen.

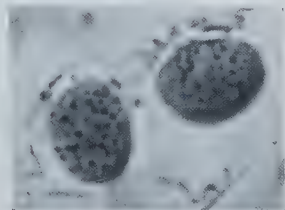
Anzahl und Größe der Chloroplasten sind in allen Blättern rund 30% geringer als in der Normalform. Sie besitzen eine völlig normale und regelmäßige Granenstruktur (Abb. 6b). Ihre Granen sind gegenüber der Normalform absolut zwar in geringerer Anzahl (40,3 je Chloroplast) vorhanden, liegen wegen des kleineren Chloroplastenvolumens aber mindestens ebenso dicht. Sie sind mit einem Durchmesser von  $0,45\ \mu$  nur wenig kleiner ( $P < 0,01$ ) und sehr gut und distinkt färbbar. — Stärkekörner lassen sich in den Chloroplasten auch nach Quellung mit Chloralhydrat (STRASBURGER 1884) niemals nachweisen.

Rechnet man den geringeren, relativen Pigmentgehalt der Blätter auf das in ihnen vorhandene Chloroplastenvolumen um, so ergibt sich, daß die Chloroplasten selber nur um 18% weniger ausgefärbt sind als die der Normalform. — Die Mutante läßt sich als eine typische *chlorina*-Form charakterisieren.

<sup>1</sup> Eine eingehende Beschreibung der einzelnen Mutanten findet sich bei RÖBBELEN 1956b. Sie wird hier nur für die Mutante V 1 wiedergegeben, um in das Lesen der Tabellen 16 und 17 einzuführen, in denen alles für den theoretischen Teil der Arbeit Wissenswerte zusammengetragen ist.



a



b

Abb. 6 a u. b. V 1 (16/169). a (20. 6.—22. 9.); 1,5:1. b Regelmäßige Granenstruktur in Chloroplasten; 2000:1

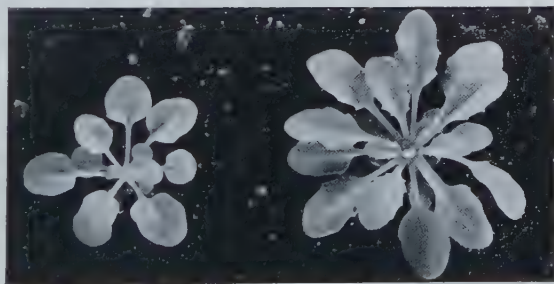


Abb. 7. V 2. (22. 3.—15. 6.). Wachstum in Tageslicht- (rechts) und Schattenkultur (links); 1:1

**V 2:** Die Rosetten vermögen im Laufe ihrer Entwicklung *erheblich zu ergrünen* (vgl. Tabelle 16, Spalte 11). Dabei nehmen alle Chloroplastenpigmente ungefähr im gleichen Verhältnis zu, die Chlorophylle, vor allem Chlorophyll b, etwas mehr, die Carotinoide etwas weniger. — In *Schattenkulturen* (Tabelle 7) bildet die Mutante im Gegensatz zu der hier stark aufgehellten Normalform *etwas mehr Farbstoffe aus als im Tageslicht* (9%;  $P=0,03$ ). Auch wird ihr Wachstum unter diesen Bedingungen relativ viel weniger gehemmt als das der Normalform (Abb. 7; vgl. die Blattflächenangaben in Tabelle 7).

Tabelle 7. *Mutante V 2: Chloroplastenpigmente in Tageslicht- und Schattenkulturen der Mutante und der Normalform*

(Mittelwerte aus 3 Messungen an 30 Tage alten Rosetten in  $\gamma$  je g Frischgewicht)

|            |            | Blattfläche<br>einer<br>Rosette<br>cm <sup>2</sup> | Gesamt-<br>pigment | <i>a</i> | <i>b</i> | <i>x + c</i> | $\frac{a}{b}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ |
|------------|------------|----------------------------------------------------|--------------------|----------|----------|--------------|---------------|-------------------|
| V 2        | Tageslicht | 0,97                                               | 1501               | 753      | 244      | 504          | 3,09          | 1,98              |
|            | Schatten   | 0,37                                               | 1643               | 820      | 285      | 538          | 2,88          | 2,05              |
| Normalform | Tageslicht | 5,44                                               | 2915               | 1676     | 578      | 661          | 2,89          | 3,41              |
|            | Schatten   | 1,36                                               | 2099               | 949      | 479      | 671          | 1,98          | 2,13              |

**V 3:** Die Farbstoffanalyse der 10 Tage alten Kotyledonen und der 30 Tage alten Rosetten zeigt keine auffälligen Veränderungen gegenüber der Normalform. Erst nach 5 bis 6 Wochen verringert sich die Gesamtmenge der Blattpigmente und gleichzeitig verändert sich ihre Zusammensetzung in charakteristischer Weise (vgl. Tabelle 8). — Auch der Feinbau der Chloroplasten weicht nun von der Normalform merklich ab. Die Granen scheinen

Tabelle 8. *Mutante V 3: Veränderung der Chloroplastenpigmente in den Primärblättern*  
(Mittelwerte aus 3 Messungen in  $\gamma$  je g Frischgewicht)

| Tage nach<br>der Aussaat | Gesamt-<br>pigment | <i>a</i> | <i>b</i> | <i>c</i> | <i>x</i> | $\frac{a}{b}$ | $\frac{x}{c}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ | Chloroplasten-<br>struktur   |
|--------------------------|--------------------|----------|----------|----------|----------|---------------|---------------|-------------------|------------------------------|
| 30                       | 1596               | 746      | 230      | 154      | 466      | 3,24          | 3,03          | 1,57              | normal                       |
| 44                       | 1593               | 745      | 227      | 153      | 468      | 3,28          | 3,07          | 1,57              | labile<br>Granenstruktur     |
| 48                       | 1426               | 639      | 176      | 143      | 468      | 3,64          | 3,28          | 1,34              |                              |
| 65                       | 1072               | 371      | 107      | 141      | 453      | 3,49          | 3,22          | 0,81              | beginnende<br>Vakuolisierung |
| 72                       | 795                | 178      | 64       | 129      | 424      | 2,78          | 3,29          | 0,44              | Auflösung<br>der Granen      |
| Normalform               | 2915               | 1676     | 578      | 159      | 502      | 2,89          | 3,17          | 3,41              |                              |

aus ihrer normalen Anordnung herauszukippen, denn man sieht sie jetzt im gleichen Chloroplasten nebeneinander teils in Aufsicht als runde Scheibchen, teils von der Seite in Linsenförmigkeit (vgl. diese Struktur in Abb. 10). Dieser Zustand der „labilen“ Granen, der sich in lebenden wie auch in sorgfältig fixierten Präparaten erkennen ließ, ist der typische *Anfang aller Degenerationserscheinungen* der Chloroplasten. Kurz vor dem Absterben der Mutante werden die Granen aufgelöst, die Chloroplasten vakuolisieren und zerfallen. — In Schattenkulturen sterben die Pflanzen schon in einem Stadium mit noch ziemlich normalem Pigmentgehalt, also viel eher, als bei Aufzucht in Tageslicht.

**V 4:** Auffällig ist die Zusammensetzung des Chloroplastenpigments: Der Gehalt an Chlorophyll *a* ist *relativ zu b stark vermindert*. — Auch in den Heterozygoten, die phänotypisch von der Normalform kaum abweichen, ist das *a/b*-Verhältnis mit einem Chlorophyll *a*-Anteil von 64% am Gesamtchlorophyll deutlich verändert ( $P < 0,01$ ).

**V 5:** Die Keimlinge und jungen Rosetten wachsen außerordentlich unterschiedlich, so daß die Mittelwerte der Tabelle 16 statistisch nicht gesichert sind. Schon die Keimung ist

bei vielen Samen ungleichmäßig stark verzögert. Dementsprechend streut die Größe der Keimlinge und erst allmählich nimmt die Variabilität, für die Blattanzahl schneller als für die Blattfläche, ab. 70 Tage nach der Aussaat, zu Beginn der Blüte, haben sich die Größenunterschiede weitgehend ausgeglichen. Ihre Ursache ist also wohl während der ersten Entwicklungsstadien der Keimlinge zu suchen.

**V 7:** Die Rosetten gehen nach etwa 135 Tagen ein, ohne auch nur die Anlage von einer Infloreszenz gebildet zu haben. Während des Absterbens verändern sich die Blattpigmente und die Chloroplastenstruktur in der gleichen Weise, wie es für die Mutante V 3 beschrieben wurde. — Zudem hat die Mutante V 7 *die meisten und zugleich die kleinsten Chloroplasten*, die in unseren lebensfähigen Blattfarbmutanten vorkamen.

**V 8:** Außer dem *viridis*-Merkmal zeichnet diese Mutante eine allgemeine Steigerung des Streckungswachstums aus. Sie kommt durch eine polyphäre Wirkung des mutierten Farbfaktors zustande, wie sich durch entsprechende Rückkreuzungen belegen ließ.



Abb. 8. V 9 (links) und Normalform (rechts).  
(28. 4.—1. 6.); 1:1,5

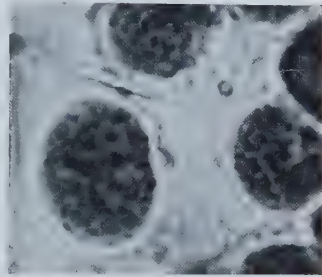


Abb. 9. V 11 (8/189). Chloroplasten mit sehr kleinen Granen; 2000:1

**V 11:** Die *Granenstruktur* der Chloroplasten ist gegenüber der Normalform sehr *viel feiner* (Abb. 9). Außer dem *viridis*-Charakter tritt an den doppelt rezessiven Pflanzen eine Schmalblättrigkeit auf, die sich durch Rückkreuzungen auf eine Polyphänie des mutierten Erbfaktors zurückführen ließ.

**2. Gleichmäßig dunkler gefärbte Mutanten.** Die dunkler gefärbten Mutanten ähneln den experimentell erzeugten Tetraploiden unserer Normalform. Sie bilden gedrungene Rosetten, erscheinen insgesamt wüchsiger, blühen durchweg später und haben einen schlechten Samenanatz. Aus diesem Grunde wurden von allen dunkelblättrigen Formen auch die Chromosomenzahlen bestimmt. Aber bei keiner der sechs verschiedenen Mutanten weichen sie von der diploiden Anzahl ( $2n=10$ ) ab. — Zugleich sei erwähnt, daß die anscheinend dunklere Farbe tetraploider Pflanzen bisher in keinem Falle (SCHWANITZ 1951, 1953) auch nicht bei *Arabidopsis* (vgl. WRICKE 1955) objektiv nachgewiesen werden konnte. Bei unseren 4n-Formen verleiteten vor allem die etwas geringere Behaarung und der stärkere Glanz der kräftigen Blätter zu einem solchen Eindruck.

**V 13:** Die Wachstumsgeschwindigkeit der Rosetten ist etwa normal, doch wird durch eine *stark verlängerte vegetative Entwicklung* insgesamt eine größere Blattzahl und -fläche erreicht. — Im Winter bei ungünstiger Tagesperiode kommen an der Infloreszenzachse regelmäßige vegetative Rückschläge vor. Mitten am Schaft bleiben einige Internodien gestaucht und es entstehen statt ungestielter Stengelblätter gestielte Rosettenblätter, so daß sich auf diese Weise eine zweite Rosette über der grundständigen bildet. Zwar finden sich keine verlaubten Blüten, doch sind sie stets gonisch sterii. — Das allgemein verlängerte Wachstum betrifft auch die *Chloroplasten*, die dadurch *die größten* sind, die in unseren Pflanzen gemessen wurden (Abb. 10). Gegenüber der hohen Wachstumsrate ist ihre Teilungsrate herabgesetzt. Ihre Granen sind stets labil.

**V 14:** Die Farbstoffe sind in dieser Mutante nicht nur vermehrt, sondern liegen auch in einer anderen Zusammensetzung vor, die an die Pigmentquotienten in Schattenblättern erinnert. *Die grobe Granenstruktur der Chloroplasten entspricht dieser schattenblättähnlichen Pigmentzusammensetzung* (Tabelle 9 und Abb. 11, vgl. S. 235).

**3. Buntblättrige Mutanten.** Bei manchen Mutanten werden wenigstens in bestimmten Entwicklungsstadien einzelne Teile des gleichen Blattes oder einzelne Blätter innerhalb der gleichen Rosette abweichend ausgefärbt, so daß die Pflanzen mehr oder weniger bunt aussehen. Diese Buntblättrigkeit kann sich bereits in sehr jungen Blättchen ausbilden und während der Entwicklung in etwa der gleichen Intensität erhalten (V 16 und V 17), sie kann durch Ergrünen der abweichend gefärbten Zonen mit der Zeit abnehmen (*virescens*-Typen V 18 bis V 21) oder sich schließlich auch durch Ausbleichen vorher grüner Teile verstärken (*lutescens*-Typen V 23 bis V 26).

**V 16:** Im Keimlingsstadium ist die Mutante kaum von der Normalform zu unterscheiden. Auch die Primärblätter sind zuerst gleichmäßig grün, allenfalls etwas heller. Doch schon 2 Tage später, wenn ihre Blattfläche etwa 4 mm<sup>2</sup> erreicht hat, bilden sich auf ihnen weißliche Flecken aus. Sie nehmen mit dem Wachstum des Blattes an Umfang zu, laufen an vielen Stellen ineinander und entstehen

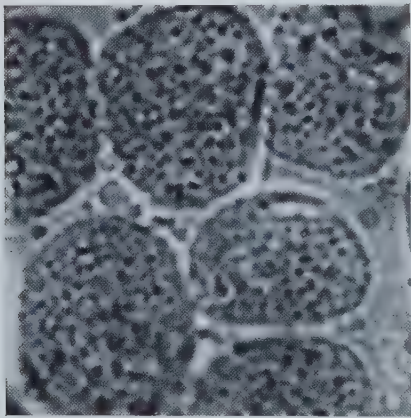


Abb. 10. V 13. Übergroße Chloroplasten mit labilen Granen; 2000:1

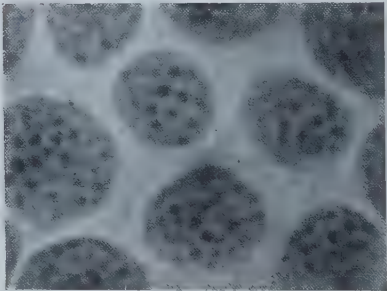


Abb. 11. V 14. Chloroplasten mit größeren Granen; 2000:1

auch noch weiterhin in größerer Anzahl neu, so daß die Blattspreite bei einer Größe von etwa 25 mm<sup>2</sup> schließlich von einem Mosaik weißer, grünlicher und grüner Flecke wie übersät ist (Abb. 12a). Solche *Scheckung* ist seit langem bei vielen Pflanzen als Folge einer Plasmomutation bekannt. Hier aber tritt sie an einer *monohybrid spaltenden Mutante* auf.

Im Querschnitt eines Blattes fehlen in den verschiedensten Schichten grüne Chloroplasten. Färbt man aber lebende oder fixierte Präparate mit Rhodamin B, so sieht man im Mikroskop kleine, schwach gefärbte Ringe in den Zellen (Abb. 12c), die offensichtlich vakuolisierte Plastiden darstellen. Die Mutation betrifft in der einen Zelle sämtliche Chloroplasten, in anderen Zellen hingegen sind ausschließlich grüne Plastiden zu finden; mit keiner

Tabelle 9. *Mutante V 14: Pigmente und Struktur der Chloroplasten in 30 Tage alten Rosetten*  
(Mittelwerte aus 3 Messungen in  $\gamma$  je g Frischgewicht)

|                            | Gesamt-pigment | a    | b    | c   | x   | $\frac{a}{b}$ | $\frac{x}{c}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ | Chloroplasten-<br>struktur   |                             |
|----------------------------|----------------|------|------|-----|-----|---------------|---------------|-------------------|------------------------------|-----------------------------|
|                            |                |      |      |     |     |               |               |                   | Granen-anzahl je Chloroplast | Granen-durchmesser in $\mu$ |
| V 14<br>(Tageslicht)       | 3910           | 1994 | 1068 | 194 | 654 | 1,86          | 3,37          | 3,61              | 36,3                         | 0,76                        |
| Normalform<br>(Schatten)   | 2099           | 949  | 479  | 138 | 533 | 1,98          | 3,87          | 2,13              | 31,5                         | 0,63                        |
| Normalform<br>(Tageslicht) | 2915           | 1676 | 578  | 159 | 502 | 2,89          | 3,17          | 3,41              | 48,3                         | 0,51                        |

Methode gelang es, auch hier degenerierte Formen nachzuweisen. Damit unterscheidet sich diese monohybrid spaltende Mutante auch zytologisch grundsätzlich von Plastomutanten, in denen stets auch Mischzellen mit beiden Plastidensorten anzutreffen sind (YASUI 1929, NOACK 1931, MALY und WILD 1956). Die genetische Hemmung der Chloroplastenentwicklung prägt sich also alternativ in den Zellen aus. Irgendwelche Beziehungen zur Blattmorphologie bestehen dabei nicht. — Beim weiteren Wachstum der Blätter wird die Oberfläche der Spreite allmählich wellig. Die weißen Zellen werden von den grünen zusammengeschoben und umwachsen. Dadurch werden die weißen Flecken immer weiter aufgeteilt und sind schließlich im ausgewachsenen Blatt nur noch mit Mühe wiederzufinden (Abb. 12b). Ebenso prägt sich in den Folgeblättern die Scheckung von Anfang an viel schwächer aus als in den früher angelegten Primärblättern. Die Flecken sind kleiner, größere, rein weiße Zonen seltener.

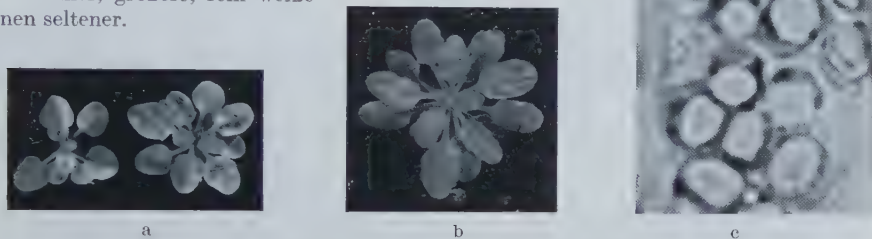


Abb. 12a—c. V 16. a (20. 5.—25. 7.); unterschiedlicher Scheckungscharakter der Blätter bei Schatten- (links) und Tageslichtkultur (rechts); 1:1. b (20. 5.—20. 8.); 1:1; c Vakuolierte Plastiden aus der weißen Zone eines Blattes. 2000:1

Auf Grund dieser Beobachtungen läßt sich möglicherweise die „Ernährungslage“ mit der unterschiedlichen Manifestation des Gens in den einzelnen Zellen in Zusammenhang bringen (vgl. KIESSLING 1918 u.a.). Darum wurden einige Mutanten auch in *Schattenkultur* herangezogen. Doch konnten trotz der verringerten Assimulationsleistung insgesamt ebenso viele Zellen grüne Chloroplasten ausbilden wie in Tageslichtkulturen. Nur die *Musterung der Blätter* war in den Schattenpflanzen abgewandelt. Gegenüber der zerrissenen Scheckung in den Tageslichtkulturen bildeten hier „weiße und grüne“ Zellen größere zusammenhängende Komplexe (Abb. 12a).

V 17: Die *Randpanaschierung* (Abb. 13) kommt dadurch zustande, daß in der letzten Entwicklungsphase des Blattes das subepidermale Randwachstum vorzeitig abgeschlossen wird, während das epidermale noch eine Zeitlang weiter läuft. Dadurch schiebt sich die Epidermis über das unterlagernde Mesophyll hinaus, so daß die Randzone des Blattes schließlich nur noch aus zwei farblosen Epidermisschichten besteht.

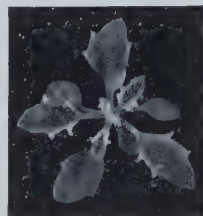


Abb. 13. V 17. (20. 5.—28. 6.); 1:2

V 18: Unter mehreren cremefarbenen Mutanten ist V 18 als einzige vital. Ihre blaßgelben Keimlinge werden im normalen Tageslicht innerhalb weniger Tage cremefarben, während sie in Schattenkultur ihre gelbliche Farbe erhalten können. Nach 30 Tagen haben sie erst zwei kleine Laubblätter entwickelt, die wie die Kotyledonen anfangs blaßgelb, im Tageslicht dann aber bald weißlich aussehen. Inzwischen sind die Kotyledonen deutlich ergrünt, und dieser Prozeß schreitet stetig fort. Neue weißliche Rosettenblättchen entstehen (Abb. 14a), und schließlich wird auch in ihnen das erste Chlorophyll sichtbar. Hier ist nun recht eindeutig zu erkennen, wie dieses *allmähliche Ergrünen* an den Blattrippen beginnt und sich von dort interkostal ausbreitet (Abb. 14b). — In *Schattenkulturen* ergrünen die Pflänzchen *rund doppelt so schnell* wie im Tageslicht. Trotzdem wachsen sie schlechter, andererseits aber ebenso gut wie die Normalform unter diesen Bedingungen (Abb. 14c). Auffällig ist der völlig normale Habitus der Mutante in Schattenkultur im Gegensatz zu den etwas vergeilten Normalpflanzen.

Die Pigmentanalysen geben in klaren Zahlen (Tabelle 10) die abweichende Ausfärbung der Mutante wieder. Der Farbstoffgehalt der Keimlinge liegt 10 Tage nach der Aussaat im diffusen Tageslicht 94% unter dem der normalen, der Chlorophyllgehalt beträgt nur 1,6%. Der Ergrünungsprozeß, der sich in der Normalform in recht kurzer Zeit (rund 2 Tage) vollzieht (vgl. Abb. 4), ist hier über Wochen ausgedehnt.

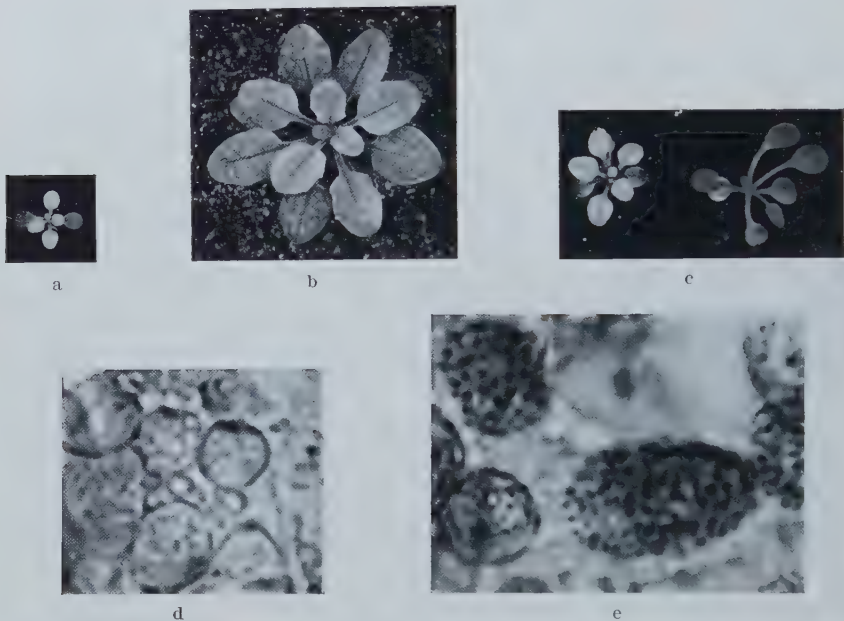


Abb. 14 a—e. V 18. a (20. 5.—29. 7.); 1:1. b (20. 5.—15. 9.); 2:1. c (20. 5.—15. 8.), Schattenkultur der Mutante (links) im Vergleich zur Normalform (rechts); 1:1. d Chloroplasten mit wabenähnlicher Struktur aus weißlichen Blättern; 2000:1. e Normal strukturierte Chloroplasten aus ergrünnten Blättern; 2000:1

Tabelle 10. *Mutante V 18: Synthese der Chloroplastenpigmente im Kotyledo*  
(Mittelwerte aus 3 Messungen in  $\gamma$  je g Frischgewicht)

|                          | Datum<br>(Aussaat<br>20. 5.) | Entwicklungs-<br>stadium<br>der Pflanzen | Gesamt-<br>pigment | a    | b    | c    | x     | $\frac{a}{b}$ | $\frac{x}{c}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ |
|--------------------------|------------------------------|------------------------------------------|--------------------|------|------|------|-------|---------------|---------------|-------------------|
| Tageslicht               | 30. 5.                       | Kotyledonen                              | 105                | 17,0 | 3,3  | 12,0 | 72,4  | 5,14          | 6,03          | 0,19              |
|                          | 10. 6.                       | Primärblattanlage                        | 392                | 139  | 42   | 35,5 | 175,5 | 3,31          | 4,94          | 0,86              |
|                          | 19. 6.                       | 2 Laubblätter                            | 954                | 483  | 165  | 72,4 | 234   | 2,93          | 3,15          | 2,12              |
|                          | 20. 7.                       | 5 Laubblätter                            | 1517               | 849  | 287  | 92,2 | 289   | 2,96          | 3,14          | 2,98              |
| Schatten                 | 30. 5.                       | Kotyledonen                              | 186                | 53,9 | 17,2 | 18,8 | 96,3  | 3,13          | 5,12          | 0,61              |
|                          | 10. 6.                       | Primärblattanlage                        | 615                | 288  | 98   | 55,6 | 173,4 | 2,94          | 3,11          | 1,68              |
| Normalform<br>Tageslicht | 30. 5.                       | Primärblattanlage                        | 1678               | 946  | 326  | 98   | 308   | 2,90          | 3,14          | 3,13              |

Im Gegensatz zu den anderen Mutanten mit cremefarbenen Keimlingen (vgl. S. 221f) findet man *in allen Blättern funktionsfähige Chloroplasten*. In 10 Tage alten Kotyledonen sind sie noch kleiner als in der Normalform. Sie wachsen aber in den nächsten 14 Tagen stark heran, ohne allerdings die Größe der normalen ganz zu erreichen. Dieses Wachstum ist bereits ein weitgehend autotropher Vorgang, denn schon in 10 Tage alten Keimlingen lassen sich mikroskopisch keine Reservestoffe mehr nachweisen. Die Chloroplasten sind anfänglich nur schwach anfärbbar und haben eine gleichmäßige, „wabenartige“ Struktur

(Abb. 14d). Mit fortschreitendem Ergrünen hat es den Anschein, als ob die färbbaren Anteile sich in den Ecken des „Wabenmusters“ vermehren und konzentrieren, und allmählich bildet sich auf diesem Wege der übliche gleichmäßige Granenaufbau heraus (Abb. 14e). In alten Blättern sind in den völlig normal aussehenden Chloroplasten sogar Stärkekörner in der normalen Anzahl und Größe eingelagert.

**V 19:** In ihrer Farbe und Größe sind die Keimlinge völlig normal. Erst während der Entwicklung der beiden ersten Laubblätter prägt sich das mutierte Gen aus. Diese sind anfänglich „goldgelb“, können aber im Verlauf ihres Wachstums langsam ergrünen. Auch das 3. und 4. Rosettenblatt ist in den frühen Entwicklungsstadien noch vollkommen gelb gefärbt. Jedoch sieht 3–4 Wochen später die ganze Rosette einschließlich der jüngsten Blätter gleichmäßig gelblichgrün

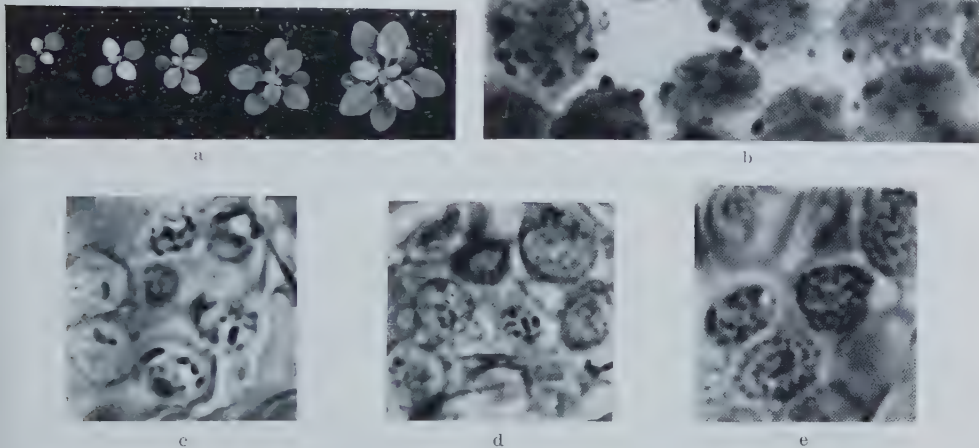


Abb. 15 a–e. **V 19.** a Ergrünen der Rosetten mit fortschreitendem Wachstum; 1:1. b Chloroplasten in ausbleichenden Kotyledonen; 2000:1. c Chloroplasten aus goldgelbem Herzblatt; 2000:1. d Chloroplasten aus gelblichem Herzblatt; 2000:1. e Chloroplasten aus einem jungen, gelblichgrünen Blatt; 2000:1

bis hellgrün aus (Abb. 15a). Wenn die ersten Primärblätter sichtbar werden, hellen sich auch die Kotyledonen merklich auf. Von den Lichtverhältnissen während des Wachstums ist die Ausprägung der „Gelbherzigkeit“ weitgehend unabhängig.

In den Farbstoffbestimmungen an 10 Tage alten Keimlingen und an 30 Tage alten Rosetten wurden nahezu normale Werte gefunden. 16 Tage alte Kotyledonen hingegen zeigen die für Ausbleichungsvorgänge typische Veränderung (Tabelle 11a; vgl. dasselbe

Tabelle 11a. *Mutante V 19: Chloroplastenpigmente in 16 Tage alten Kotyledonen*  
(Mittelwerte aus 3 Messungen in  $\gamma$  je g Frischgewicht)

|             | Gesamt-<br>pigment | a   | b   | c  | x   | $\frac{a}{b}$ | $\frac{x}{c}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ |
|-------------|--------------------|-----|-----|----|-----|---------------|---------------|-------------------|
| V 19. . . . | 1414               | 736 | 298 | 92 | 288 | 2,47          | 3,14          | 2,72              |
| Normalform  | 1682               | 949 | 328 | 97 | 308 | 2,89          | 3,18          | 3,14              |

Tabelle 11b. *Mutante V 19: Chloroplastenpigmente im jungen 1. und 2. Rosettenblatt*  
(Mittelwerte aus 5 Messungen in  $\gamma$  je g Frischgewicht)

|             | Gesamt-<br>pigment | a    | b    | c   | x   | $\frac{a}{b}$ | $\frac{x}{c}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ |
|-------------|--------------------|------|------|-----|-----|---------------|---------------|-------------------|
| V 19. . . . | 531                | 81,8 | 29,3 | 99  | 321 | 2,79          | 3,24          | 0,26              |
| Normalform  | 1853               | 1040 | 362  | 107 | 344 | 2,87          | 3,21          | 3,11              |

in Tabelle 8 bei V 3). Demgegenüber geht die Farbänderung in den jungen, gelben Primärblättern allein auf eine verzögerte Ausbildung der beiden Chlorophylle zurück (Tabelle 11b).

*Chloroplasten* gibt es in den *Kotyledonen* in der normalen Anzahl und Größe, doch sind die *Granen* *feiner* als in der Normalform. Mit fortschreitendem *Kotyledonenwachstum* werden sie noch kleiner und zahlreicher und zugleich mit der äußerlich beobachteten Aufhellung der *Kotyledonen* *treten aus der Oberfläche der Chloroplasten stark färbbare Tröpfchen aus* (Abb. 15b). Dieser Vorgang ist zuerst in den rippennahen Zellen zu beobachten, setzt sich dann aber rasch in die interkostalen Gewebe fort. An den Chloroplasten älterer *Kotyledonen* sind die Tröpfchen nicht wieder zu finden. Auch im *Granenbau* lassen sich nun keine meßbaren Unterschiede zur Normalform mehr erkennen. — In den jüngsten Entwicklungsstadien der goldgelben *Herzblätter* bestehen die kleinen Chloroplasten aus einer schwach färbbaren Grundsubstanz, die zuweilen eine *wabenähnliche Struktur* erkennen läßt (Abb. 15c). In diese sind *dunkel gefärbte, wurstförmige Gebilde eingelagert*, die sich zuweilen an hyaline, stark lichtbrechende, kristallähnliche Körper anlegen können. Sie kommen zu wenigen in einem Chloroplasten vor und sind 3—4mal länger als breit. In anderen Plastiden der gleichen Zelle sind sie in größerer Anzahl, dann aber in kürzerer Form vorhanden. Sind die Blättchen auf 4—6 mm herangewachsen, so finden sich einzelne Chloroplasten, die den eben beschriebenen noch durchaus gleichen, andere, die mehr oder weniger normal strukturiert sind und dazwischen alle Übergangsformen mit stark zerteilten, wurstförmigen Gebilden bis zu großen klecksigen Granen. Wenig ältere, nun schon gelblichgrüne Blättchen haben in der Mehrzahl nur noch regelmäßig strukturierte Chloroplasten, deren Granen normal gestaltet sind. Doch liegen häufig noch einige Chloroplasten mit der abweichenden Gestalt dazwischen (Abb. 15d). — Die Plastidenzahl bleibt in allen Blättern  $\frac{1}{4}$  unter der normalen. Erstaunlich bald, nachdem sich die normale Granenstruktur herausgebildet hat, findet man in den Chloroplasten einzelne sehr große Stärkekörner (Abb. 15e).

**V 20:** Wie auch in der Mutante V 19 beruht die *gelbgrüne* Farbe der *Herzblätter* auf einer verzögerten Pigmentsynthese. Doch sind hier, im Gegensatz zu dieser, nicht nur das  $a + b/c + x$ -Verhältnis vermindert, sondern auch die Farbquotienten  $a/b$  und  $x/c$  erhöht (Tabelle 12).

Tabelle 12. *Mutante V 20: Chloroplastenpigmente in jungen Rosettenblättern*  
(Mittelwerte aus 3 Messungen in  $\gamma$  je g Frischgewicht)

|             | Gesamt-<br>pigment | <i>a</i> | <i>b</i> | <i>c</i> | <i>x</i> | $\frac{a}{b}$ | $\frac{x}{c}$ | $\frac{a + b}{x + c}$ |
|-------------|--------------------|----------|----------|----------|----------|---------------|---------------|-----------------------|
| V 20. . . . | 1186               | 615      | 156      | 88       | 327      | 3,95          | 2,73          | 1,86                  |
| Normalform  | 1853               | 1040     | 362      | 107      | 344      | 2,87          | 3,21          | 3,11                  |

**V 24:** Die gelbgrünen *Kotyledonen* von 8/32 sind anfangs einheitlich gefärbt, beginnen aber 8 Tage nach der Aussaat ringsum am Rande auszubleichen. In gleicher Weise sehen die Laubblätter in ihren ersten Entwicklungsstadien gleichmäßig gelblichgrün aus und werden erst bunt, wenn sich äußerlich die ersten Blattrippen erkennen lassen. Die *Interkostalfelder* sind nun *grünlichgelb*, das *Rippenumfeld* aber fast normal *grün*. In *Schattenkultur* färbt sich die ganze Blattspreite *gleichmäßig hellgrün* (Abb. 16a).

Das Rohchlorophyll aus Tageslichtpflanzen enthält relativ mehr Chlorophyll *a* und Carotinoide als bei der Normalform (Tabelle 13). Eine Vermehrung der Phäophytine wurde

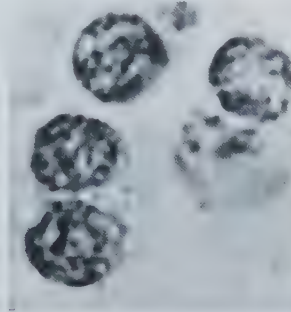
Tabelle 13. *Mutante V 24 (8/32): Chloroplastenpigmente in Tageslicht- und Schattenkulturen*  
(Mittelwerte aus 3 Messungen an 30 Tage alten Rosetten in  $\gamma$  je g Frischgewicht)

|            |              | Blatt-<br>fläche<br>einer<br>Rosette<br>cm <sup>2</sup> | Gesamt-<br>pig-<br>ment | <i>a</i> | <i>b</i> | <i>c</i> | <i>x</i> | $\frac{a}{b}$ | $\frac{x}{c}$ | $\frac{a + b}{x + c}$ |
|------------|--------------|---------------------------------------------------------|-------------------------|----------|----------|----------|----------|---------------|---------------|-----------------------|
| V 24       | { Tageslicht | 1,94                                                    | 1611                    | 630      | 471      | 94       | 516      | 1,34          | 5,49          | 1,64                  |
|            | { Schatten   | 1,62                                                    | 2231                    | 1201     | 465      | 138      | 447      | 2,60          | 3,24          | 2,85                  |
| Normalform | { Tageslicht | 5,44                                                    | 2915                    | 1676     | 578      | 159      | 502      | 2,89          | 3,17          | 3,41                  |
|            | { Schatten   | 1,36                                                    | 2099                    | 949      | 479      | 138      | 533      | 1,98          | 3,87          | 2,13                  |

nicht bemerkt. In Schattenkulturen übersteigt die Farbstoffmenge der Mutante nicht nur die in vergleichbaren Tageslichtkulturen, sondern auch die in Schattenkulturen der Normalform. Die  $x/c$ - und  $a+b/x+c$ -Quotienten haben sich also in der Schattenkultur der Mutante gegenüber der Tageslichtkultur in einer der Normalform entgegengesetzten Richtung verschoben (Tabelle 13).



a



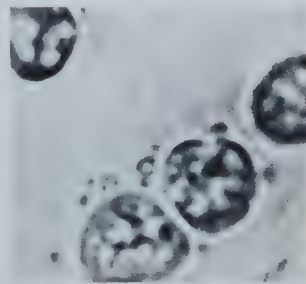
b

Abb. 16 a u. b. V 24 (8/32). a Blätter aus Tageslicht- (rechts) und Schattenkultur (links); 2:1; b Ausgeblichene Chloroplasten aus interkostalem Gewebe; 2000:1

In Schattenkulturen sind auch die Chloroplasten der Mutante normal gestaltet. In Laubblättern aus Tageslichtkulturen hingegen findet man nur in direkter Nachbarschaft der Rippen gleichmäßig strukturierte Chloroplasten. Bereits in den Zellen des Rippenumfeldes, in denen die Plastiden noch normal grün gefärbt sind, sind ihre Granen in der bekannten Weise labil. Die Degeneration der Chloroplasten ist in den interkostalen Geweben weiter fortgeschritten. Die Granen sind mehr oder weniger ineinander gelaufen, so daß im Mikroskop zwischen den degenerierten Granen Spalten und Löcher in den Chloroplasten erscheinen (Abb. 16b). In den Kotyledonen älterer Keimlinge sind ähnliche Bilder zu beobachten. Nur ganz junge 7 Tage alte Keimlinge besitzen noch normal strukturierte Chloroplasten.



a



b

Abb. 17 a u. b. V 25 (8/154). a (20. 5.—1. 6.); 6:1. b Vakuo-  
lisierte Chloroplasten aus gelb-  
fleckigen Kotyledonen; 2000:1

V 25: Die Kotyledonen der Mutante V 25 (8/154) sind von Anfang an heller als die Normalform, aber doch völlig gleichmäßig ausgefärbt. Acht Tage nach der Aussaat breiten sich von den seitlichen Blatträndern her erst gelbgrüne, schließlich grünlichgelbe Flecke aus, zwischen denen der mittlere Teil des Blattes grün bleibt (Abb. 17a). Da dieses Ausbleichen nicht bei allen Keimlingen gleichzeitig, sondern um Tage verschieden einsetzt, streuen die Kotyledonengrößen am 10. Tage ganz erheblich. Die Primärblätter sind, wenn sie zwischen den bunten Kotyledonen sichtbar werden, schon von vornherein einheitlich gelbgrün. Dann ergrünt die Rosette schnell weiter, so daß sie bald eine hellgrüne Färbung erreicht hat. Die Kotyledonen behalten die inzwischen braunen Flecken und gehen auffallend früh zugrunde. — In Schattenkultur manifestiert sich die Mutation nicht anders als im normalen Tageslicht.

An der Mutante 8/147 kann man erst bei der Anlage des 2. Blattes, aufmerksam gemacht durch eine plötzliche Wachstumsstockung, eine allgemeine Aufhellung der hellgrünen Rosetten nach gelblichgrün bis gelbgrün feststellen.

Die Gesamtmenge an Chloroplastenfarbstoffen ist schon in den jungen Keimlingen herabgesetzt (vgl. Tabelle 16: 10 Tage alte Kotyledonen). In der Ausbleichungsphase wird sie vorübergehend zusätzlich gesenkt, um hernach wieder etwa auf die Ausgangshöhe anzuwachsen (vgl. Tabelle 16: 30 Tage alte Kotyledonen). Für die Mutante 8/154 gibt eine

Tabelle 14. *Mutante V 25 (8/154): Chloroplastenpigmente in 12 Tage alten Kotyledonen*  
(Mittelwerte aus 3 Messungen in  $\gamma$  je g Frischgewicht)

|            |            | Gesamt-<br>pigment | a   | b   | c  | x   | $\frac{a}{b}$ | $\frac{x}{c}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ |
|------------|------------|--------------------|-----|-----|----|-----|---------------|---------------|-------------------|
| V 25       | Tageslicht | 932                | 474 | 113 | 81 | 264 | 4,09          | 3,26          | 1,70              |
|            | Schatten   | 813                | 349 | 91  | 84 | 289 | 3,83          | 3,41          | 1,18              |
| Normalform | Tageslicht | 1654               | 935 | 321 | 96 | 303 | 2,91          | 3,13          | 3,16              |
|            | Schatten   | 1326               | 632 | 297 | 84 | 313 | 2,12          | 3,73          | 2,34              |

Pigmentbestimmung an 12 Tage alten Keimlingen (Tabelle 14) die Bestätigung, daß hier Abbauvorgänge eine Rolle spielen: Spektrophotometrisch konnte eine erhebliche Menge an Phäophytinen festgestellt werden.

Vor und nach dem Ausbleichungsstadium haben die Chloroplasten beider Mutanten keine von der Normalform abweichende Struktur. Innerhalb dieser Phase jedoch besteht ein eindeutiger *Zusammenhang von Pigmentabbau und zytologischer Veränderung*. In den Keimblättern

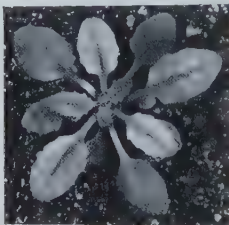


Abb. 18. V 26. (20. 4.—28. 5.);  
1:1

von 8/154, die sich am Rande aufzuhellen beginnen, sind die Granen der Chloroplasten äußerst labil. Mit dem Ausbleichen zugleich schreitet die Degeneration schnell fort. Es bilden sich in den Plastiden kleine Vakuolen, deren Anzahl und Größe rasch zunimmt (Abb. 17b), so daß die Chloroplasten schließlich zerfallen und ein frühzeitiges Vergehen der ganzen Kotyledonen verursachen. — In der *Mutante 8/147* bemerkt man am 2. und 3. Rosettenblatt nur eine starke *Labilität der Granenstruktur*, die meistens bloß in einzelnen Zellen, hier aber an allen Chloroplasten, besonders stark ausgeprägt ist. Zudem ist sie offensichtlich *reversibel*, denn die Chloroplasten älterer, wieder hellgrüner Blätter sind normal gestaltet.

**V 26:** Die Mutation manifestiert sich erst relativ spät und zwar besonders *am 6. und 7. Rosettenblatt*. Wenn diese nahezu  $\frac{1}{3}$  ihrer normalen Größe erreicht haben, bleichen sie während des weiteren Wachstums in 6—8 Tagen bis grünlichgelb aus. Dabei greift der *Pigmentschwund* auch auf die nächsten Blätter über, die oberhalb und unterhalb an der Rosette inseriert sind. Häufig aber können schon das 5. und 8. Blatt in ihren Rippen eine normale Grünfärbung erhalten. Die Herzblätter werden von der Schädigung selten noch betroffen (Abb. 18). Zum Zeitpunkt der Infloreszenzanlage beginnt bei allen Blättern die ganze Spreite gleichmäßig und kräftig zu ergrünen, bis schließlich während der Blüte die ganze Rosette wieder normal grün aussieht (Tabelle 15). — Für den Farbwechsel dieser Rosetten besteht eine gewisse Abhängigkeit von der Lichtintensität. — In *Schattenkultur* war die Ausbleichung zwar quantitativ geringer, aber doch noch deutlich zu erkennen.

Tabelle 15. *Mutante V 26: Veränderung der Chloroplastenpigmente im Verlauf der Rosetten-  
entwicklung*

(Mittelwerte aus 3 Messungen an der ganzen Rosette in  $\gamma$  Pigment je g Frischgewicht)

| Entwicklungs-<br>stadium | Tage<br>nach der<br>Aussaat | Rosetten-<br>größe<br>cm <sup>2</sup> | Gesamt-<br>pigment | a    | b   | c   | x   | $\frac{a}{b}$ | $\frac{x}{c}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ |
|--------------------------|-----------------------------|---------------------------------------|--------------------|------|-----|-----|-----|---------------|---------------|-------------------|
| Keimlinge . . .          | 10                          | Kotyle-<br>donen                      | 1376               | 687  | 252 | 95  | 263 | 2,73          | 2,77          | 2,62              |
| Rosetten . . . .         | 40                          | 3,27                                  | 1827               | 688  | 327 | 218 | 594 | 2,11          | 2,72          | 1,25              |
| Blühende Pflanzen        | 61                          | 8,36                                  | 2749               | 1534 | 504 | 177 | 534 | 3,04          | 3,02          | 2,86              |
| <i>Normalform</i>        |                             |                                       |                    |      |     |     |     |               |               |                   |
| Rosetten . . . .         | 30                          | 5,44                                  | 2893               | 1633 | 563 | 168 | 529 | 2,91          | 3,13          | 3,15              |

Auch die Chloroplasten sind in diesen Stadien völlig normal. Selbst während der stärksten Ausbleichung finden sich nur selten einzelne abnorm veränderte, mit zusammengelaufenen oder aufgelösten Granen. In der Regel ist eine starke Labilität der Granen das einzige zytologische Anzeichen des Chlorophylldefekts.

## c) Die letalen Blattfarbmutanten (vgl. Tabelle 17)

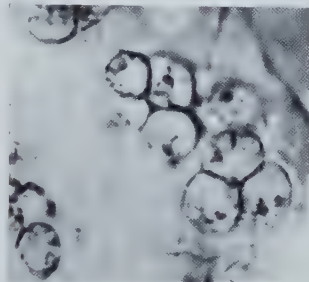
**L 1:** Die Keimlinge sind strahlend weiß und werden nicht älter als 16 Tage. In keinem Entwicklungsstadium, weder in gerade entfaltenen noch in älteren Kotyledonen, lassen sich mit den beschriebenen Methoden die geringsten Spuren von Chloroplastenpigmenten nachweisen.

Zytologische Beobachtungen können in unseren letalen Mutanten meist erst recht spät einsetzen. Denn während in der Normalform schon 4–5 Tage nach der Aussaat alle Reservestoffe in den Zellen restlos verbraucht sind, dauert es in diesen Keimlingen zum Teil doppelt so lange, ehe man ihre Chloroplasten eindeutig ausfindig machen kann. — Querschnitte durch 8 Tage alte Kotyledonen der Mutante L 1 zeigen bei genauer Beobachtung in den zunächst scheinbar leeren Zellen kleine Körper, etwas größer als die Granen normaler Chloroplasten, die vom gleichmäßig strömenden Zytoplasma mitgeführt werden. Mit Rhodamin-B-Färbung konnten wir sie an dem dunkler gefärbten Primärgranum und dem umgebenden, mehr oder weniger amöboiden und schwächer gefärbten Stroma als *Proplastiden* erkennen (Abb. 19). Sie gruppieren sich

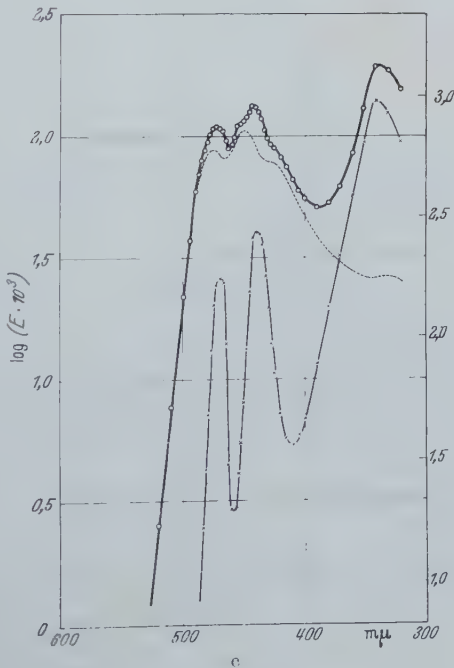
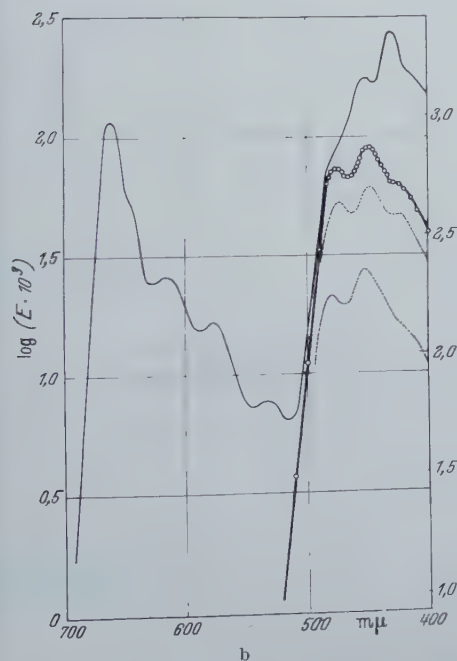


Abb. 19. L 1. Proplastiden aus 8 Tage altem Kotyledo; rechts = Zeichnung dazu; 4000:1

Abb. 20 a–c. L 3. a (8/74), Chloroplasten aus cremefarbenen Kotyledonen; 2000:1. b (16/123), Extinktionsspektrum (0,1 g Frischgewicht in 10 cm<sup>3</sup> Azeton); Mutante ○—○ Extinktionswerte links; Standardextinktionsspektren: Rohchlorophyll ——— und Carotinoide - - - - - Extinktionswerte rechts. Um die abweichende Form der Rohchlorophyllkurve der Mutante zu erklären, sind, wie auch in Abb. 20c, die Standardextinktionskurven (vgl. Abb. 1) so eingezeichnet, daß die Ursachen der Veränderung, im vorliegenden Beispiel also das Fehlen sämtlichen Chlorophylls, unmittelbar auffallen. c (16/19), Extinktionsspektren (0,1 g Frischgewicht in 10 cm<sup>3</sup> Azeton), Mutante ○—○ und Restkurve (unbestimmte Stoffe) ×—× Extinktionswerte links; Standardextinktionsspektrum: Carotinoide (x + c) - - - - - Extinktionswerte rechts



a



| Pro-<br>tokoll-<br>nummer            | Pigmentgehalt<br>((Mittelwerte aus mindestens 3 Messungen)) |               |                   |                                     |      |     |       |               |                   |                                                                                             | Chloroplasten               |                               |                                       |                               |                                                                                                     |
|--------------------------------------|-------------------------------------------------------------|---------------|-------------------|-------------------------------------|------|-----|-------|---------------|-------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|-------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                      | Keimlinge                                                   |               |                   | Rosette<br>30 Tage nach der Aussaat |      |     |       |               |                   | Zunahme<br>Gesamt-<br>pigment<br>der<br>Rosette<br>gegen-<br>über<br>Keim-<br>ling<br><br>% | Kotyledo                    |                               | aus-<br>gewach-<br>senes<br>10. Blatt |                               | von der Normal-<br>form abweichend<br>Struktur<br><br>K: im Kotyledo<br>R: in Rosetten-<br>blättern |
|                                      | Gesamtpigment<br>γ je g Frischgew.                          | $\frac{a}{b}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ | (γ je g Frischgewicht)              |      |     |       |               |                   |                                                                                             | Anzahl je<br>Palisadenzelle | Größe (Durch-<br>messer in μ) | Anzahl je<br>Palisadenzelle           | Größe (Durch-<br>messer in μ) |                                                                                                     |
|                                      |                                                             |               |                   | Gesamt-<br>pigment                  | a    | b   | x + c | $\frac{a}{b}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ |                                                                                             |                             |                               |                                       |                               |                                                                                                     |
|                                      |                                                             |               |                   |                                     |      |     |       |               |                   |                                                                                             |                             |                               |                                       |                               |                                                                                                     |
| 1                                    | 2                                                           | 3             | 4                 | 5                                   | 6    | 7   | 8     | 9             | 10                | 11                                                                                          | 12                          | 13                            | 14                                    | 15                            | 16                                                                                                  |
| 8/188<br>16/169                      | 730                                                         | 3,02          | 0,99              | 1270                                | 536  | 186 | 558   | 2,88          | 1,29              | 74                                                                                          | 26,6                        | 4,27                          | 13,7                                  | 4,33                          | K: je Chloroplas<br>40,3 Granen von<br>0,45 μ Durchmesser<br>R: ohne Stärke-<br>körner              |
| 16/60                                | 642                                                         | 3,71          | 1,69              | 1501                                | 753  | 244 | 504   | 3,09          | 1,98              | 134                                                                                         | 26,8                        | 5,86                          | 16,0                                  | 5,73                          | K: je Chloroplas<br>63,1 Granen von<br>0,38 μ Durchmesser<br>R: später klein<br>Stärkekörner        |
| 16/22                                | 1336                                                        | 3,28          | 3,32              | 1596                                | 746  | 230 | 620   | 3,24          | 1,58              | 18                                                                                          | 28,9                        | 5,87                          | 17,2                                  | 5,82                          | R: kaum Stärke-<br>körner; später la-<br>bile Granen und<br>schließlich Degen-<br>eration           |
| 4/32                                 | 943                                                         | 1,89          | 2,66              | 1448                                | 784  | 398 | 266   | 1,97          | 4,44              | 54                                                                                          | 25,9                        | 5,35                          | 18,7                                  | 5,38                          | labile Granen-<br>struktur<br>in allen<br>Entwicklungs-<br>stadien                                  |
| 8/149                                | 1054                                                        | 1,65          | 2,69              | 1831                                | 801  | 737 | 293   | 1,09          | 5,24              | 74                                                                                          | 24,2                        | 5,23                          | 17,3                                  | 5,20                          |                                                                                                     |
| 8/48                                 | 1071                                                        | 3,02          | 2,47              | 1791                                | 968  | 330 | 493   | 2,94          | 2,63              | 67                                                                                          | 34,7                        | 4,41                          | 23,8                                  | 4,32                          |                                                                                                     |
| 16/113<br>16/158                     | 1081                                                        | 1,46          | 2,79              | 1937                                | 878  | 585 | 474   | 1,51          | 3,09              | 79                                                                                          | 28,3                        | 5,26                          | 19,0                                  | 5,12                          | Stärkekörner nur<br>in ausgewachsenen<br>Blättern                                                   |
| 8/132                                | 1206                                                        | 3,55          | 4,01              | 2075                                | 936  | 282 | 857   | 3,32          | 1,42              | 72                                                                                          | 36,7                        | 3,61                          | 27,2                                  | 3,73                          |                                                                                                     |
| 8/158                                | 1590                                                        | 3,04          | 3,01              | 2357                                | 1354 | 438 | 565   | 3,09          | 3,17              | 48                                                                                          |                             |                               | 16,6                                  | 5,94                          | R: labile Granen-<br>struktur                                                                       |
| 16/15                                | 1068                                                        | 2,99          | 2,41              | 2399                                | 1352 | 446 | 601   | 3,03          | 2,99              | 124                                                                                         | 27,7                        | 6,01                          | 20,5                                  | 5,90                          |                                                                                                     |
| 24/16                                | 1224                                                        | 3,00          | 2,59              | 2677                                | 1482 | 476 | 719   | 3,12          | 2,67              | 118                                                                                         | 26,3                        | 6,15                          | 18,2                                  | 5,99                          |                                                                                                     |
| 8/105                                | 1402                                                        | 3,05          | 2,80              | 2752                                | 1554 | 501 | 697   | 3,10          | 2,96              | 96                                                                                          | 28,0                        | 6,34                          | 18,8                                  | 6,12                          |                                                                                                     |
| 8/92<br>8/101?<br>16/125?<br>16/140? | 1383                                                        | 2,72          | 2,71              | 2793                                | 1558 | 562 | 673   | 2,78          | 3,15              | 102                                                                                         | 26,8                        | 6,44                          | 17,8                                  | 6,32                          |                                                                                                     |
| 8/189<br>16/108                      | 1887                                                        | 2,73          | 2,91              | 2789                                | 1588 | 517 | 684   | 3,07          | 3,08              | 40                                                                                          |                             |                               | 17,0                                  | 6,03                          | K: je Chloroplas<br>87,3 Granen mit<br>0,30 μ Durchm                                                |

## Die lebensfähigen Blattfarbmutanten

| Färbung<br>K: der Kötyle-<br>donen<br>R: der Rosette           | Aufspal-<br>tung<br>der<br>Hetero-<br>zygoten | Größe der Rosette                                                                  |           |                             |                                     |                                 |                                     |                                       | Samen-<br>ertrag   |             |                                                                                                              | Sonstiges      | Vgl.<br>Abbil-<br>dung<br>und<br>Tabelle | Phäno-<br>typus |
|----------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------|-----------|-----------------------------|-------------------------------------|---------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------|--------------------|-------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|------------------------------------------|-----------------|
|                                                                |                                               | Heterosis                                                                          |           | 30 Tage nach<br>der Aussaat |                                     | bei<br>Blühbeginn               |                                     | Blühbeginn<br>(Tage nach der Aussaat) | Insgesamt % der N. | taube Samen |                                                                                                              |                |                                          |                 |
|                                                                |                                               | Kreuzseiwanauf-<br>fall in %<br>der Erwartung (F <sub>2</sub> bis F <sub>3</sub> ) | Heterosis | Blattan-<br>zahl            | Blatt-<br>fläche<br>cm <sup>2</sup> | Blattan-<br>zahl                | Blatt-<br>fläche<br>cm <sup>2</sup> |                                       |                    |             |                                                                                                              |                |                                          |                 |
| 17                                                             | 18                                            | 19                                                                                 | 20        | 21                          | 22                                  | 23                              | 24                                  | 25                                    | 26                 | 27          | 28                                                                                                           | 29             | 30                                       |                 |
| grünlichgelb<br>(chlorina)                                     | 523:141                                       | 15                                                                                 |           | 4,9                         | 0,18                                | 17,1                            | 1,36                                | 84                                    | 18                 | 9           |                                                                                                              | Abb.6<br>a, b  | V 1                                      |                 |
| K: grünlichgelb<br>R: gelbgrün<br>(virescens)                  | 239:71                                        | —                                                                                  |           | 4,7                         | 0,94                                | 17,3                            | 5,42                                | 66                                    | 32                 | 4           |                                                                                                              | Abb.7<br>Tab.7 | V 2                                      |                 |
| anfänglich<br>hellgrün später<br>bis gelbgrün<br>aufhellend    | 286:56                                        | 35                                                                                 |           | 2,0                         | 0,05                                | —                               | —                                   | —                                     | 0                  | —           | letal nach 10<br>bis 12 Wochen<br>mit max.<br>4 Blättern.<br>Heterozygoten<br>zu 70 % steril                 | Tab.8          | V 3                                      |                 |
| gelbgrün<br>(chlorina)                                         | 316:77                                        | 21                                                                                 | +         | 2,4                         | 0,06                                | 11,6                            | 0,97                                | 123                                   | 2                  | 56          | im Winter<br>Blüten meist<br>steril.<br>Bei 8/149 nur<br>unvollstän-<br>dige Domi-<br>nanz des<br>+ - Allels | V 4            |                                          |                 |
| K: gelbgrün<br>R: später<br>gelblichgrün                       | 281:54                                        | 38                                                                                 |           | 4,1                         | 0,17                                | 12,4                            | 1,02                                | 111                                   | 0                  | —           |                                                                                                              |                |                                          |                 |
| gelblichgrün<br>(chlorina)                                     | 237:51                                        | 28                                                                                 |           | 6,4<br>± 2,5                | 2,31<br>± 1,12                      | 13,9<br>± 2,0                   | 13,1<br>± 3,3                       | 70                                    | 23                 | 26          | ungleichmäßi-<br>ges Wachstum                                                                                |                | V 5                                      |                 |
| gelblichgrün<br>(chlorina)                                     | 686:98                                        | 55                                                                                 | +         | 11,2                        | 4,93                                | 16,2                            | 16,5                                | 53                                    | 94                 | 6           |                                                                                                              |                | V 6                                      |                 |
| gelblichgrün<br>(chlorina)                                     | 476:108                                       | 33                                                                                 |           | 3,1                         | 0,34                                | (nach 100<br>Tagen)<br>13,9 2,6 |                                     |                                       | 0                  | —           | letal nach<br>135 Tagen ohne<br>vorherige<br>Infloreszenz-<br>bildung                                        |                | V 7                                      |                 |
| K: fast grün<br>R: hellgrün bis<br>gelblichgrün<br>(lutescens) | 409:133                                       | —                                                                                  |           | 6,0                         | 3,38                                | 7,3                             | 6,1                                 | 40                                    | 71                 | 34          | Pflanzen im<br>Tageslicht wie<br>vergeilt, alle<br>Längenmaße<br>vergrößert                                  |                | V 8                                      |                 |
| K: hellgrün<br>R: fast grün                                    | 352:116                                       | —                                                                                  |           | 10,6                        | 5,12                                | 11,2                            | 12,9                                | 38                                    | 79                 | 2           | mehltau-<br>anfällig                                                                                         | Abb.8          | V 9                                      |                 |
| hellgrün (viridis)                                             | 298:87                                        | —                                                                                  | +         | 13,9                        | 7,77                                | 14,2                            | 18,7                                | 37                                    | 109                | 4           | V 10                                                                                                         |                |                                          |                 |
|                                                                | 207:68                                        | —                                                                                  |           | 10,2                        | 4,14                                | 12,9                            | 13,1                                | 36                                    | 85                 | 3           |                                                                                                              |                |                                          |                 |
|                                                                | 684:226                                       | —                                                                                  |           | 12,3                        | 5,53                                | 12,5                            | 14,2                                | 38                                    | 94                 | 3           |                                                                                                              |                |                                          |                 |
| hellgrün<br>(viridis)                                          | 458:157                                       | —                                                                                  |           | 12,4                        | 6,27                                | 13,3                            | 11,7                                | 36                                    | 87                 | 2           | schmalblättrig                                                                                               | Abb.9          | V 11                                     |                 |

| Pro-<br>tokoll-<br>nummer | Pigmentgehalt<br>(Mittelwerte aus mindestens 3 Messungen) |               |                   |                                     |             |             |                     |               |                   |                                                                                             | Chloroplasten               |                                    |                                           |                                    |                                                                                                      |
|---------------------------|-----------------------------------------------------------|---------------|-------------------|-------------------------------------|-------------|-------------|---------------------|---------------|-------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                           | Keimlinge                                                 |               |                   | Rosette<br>30 Tage nach der Aussaat |             |             |                     |               |                   | Zunahme<br>Gesamt-<br>pigment<br>der<br>Rosette<br>gegen-<br>über<br>Keim-<br>ling<br><br>% | Kotyledo                    |                                    | aus-<br>gewach-<br>senes<br>10. Blatt     |                                    | von der Normal-<br>form abweichende<br>Struktur<br><br>K: in Kotyledo<br>R: in Rosetten-<br>blättern |
|                           |                                                           |               |                   | $\gamma$ je g Frischgewicht         |             |             | relativer<br>Gehalt |               |                   |                                                                                             |                             |                                    |                                           |                                    |                                                                                                      |
|                           | Gesamtpigment<br>$\gamma$ je g Frischgew.                 | $\frac{a}{b}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ | Gesamt-<br>pigment                  | $a$         | $b$         | $x+c$               | $\frac{a}{b}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ |                                                                                             | Anzahl je<br>Palisadenzelle | Größe (Durch-<br>messer in $\mu$ ) | Anzahl je<br>Palisadenzelle               | Größe (Durch-<br>messer in $\mu$ ) |                                                                                                      |
|                           |                                                           |               |                   |                                     |             |             |                     |               |                   |                                                                                             |                             |                                    |                                           |                                    |                                                                                                      |
| 1                         | 2                                                         | 3             | 4                 | 5                                   | 6           | 7           | 8                   | 9             | 10                | 11                                                                                          | 12                          | 13                                 | 14                                        | 15                                 | 16                                                                                                   |
| 16/62                     | 1733                                                      | 2,98          | 3,26              | 3410                                | 1944        | 644         | 818                 | 3,02          | 3,17              | 98                                                                                          |                             |                                    | 19,1                                      | 5,79                               |                                                                                                      |
| 16/61<br>16/85?           | 1661                                                      | 2,81          | 3,77              | 3482                                | 2000        | 738         | 744                 | 2,71          | 3,68              | 110                                                                                         |                             |                                    | 19,5                                      | 5,96                               |                                                                                                      |
| 16/67                     | 1738                                                      | 2,94          | 3,69              | 3551                                | 2083        | 694         | 774                 | 3,01          | 3,59              | 104                                                                                         |                             |                                    | 17,9                                      | 5,85                               |                                                                                                      |
| 8/139                     | 2050                                                      | 2,83          | 3,51              | 3588                                | 2040        | 701         | 847                 | 2,91          | 3,24              | 75                                                                                          | 21,9                        | 9,98                               | 12,8                                      | 8,38                               | labile Granen-<br>struktur, nur<br>wenige kleine<br>Stärkekörner                                     |
| 16/194                    | 2260                                                      | 1,99          | 3,75              | 3910                                | 1994        | 1068        | 848                 | 1,87          | 3,61              | 61                                                                                          | 26,5                        | 6,45                               | 18,0                                      | 6,31                               | K: je Chloroplast<br>36,3 Granen von<br>0,76 $\mu$ Durchmesser                                       |
| 8/87                      | 2361                                                      | 3,09          | 3,71              | 3949                                | 2256        | 767         | 926                 | 2,94          | 3,27              | 67                                                                                          | 27,6                        | 6,22                               | 18,3                                      | 6,07                               | labile Granen-<br>struktur                                                                           |
| 16/79<br>8/184?           | 1550                                                      | 2,12          | 3,71              | 2255                                | 1151        | 541         | 463                 | 2,13          | 3,65              | 45                                                                                          | 39,1                        | 6,21                               | (grün)<br>9,5 6,03<br>(weiß)<br>10,5 1,77 |                                    | weiße Plastiden in<br>frühem Entwick-<br>lungsstadium<br>vakuolisiert                                |
| 16/62                     | 1170                                                      | 2,19          | 1,95              | 2525                                | 1312        | 580         | 633                 | 2,26          | 2,99              | 116                                                                                         | 30,9                        | 5,21                               | 20,5                                      | 5,12                               |                                                                                                      |
| 16/49                     | 105                                                       | 5,15          | 0,24              | 253,2<br>1887                       | 82,7<br>994 | 23,5<br>332 | 147<br>561          | 3,52<br>3,00  | 0,72<br>2,36      | 318<br>3080                                                                                 | 27,3                        | 4,27                               | 18,0                                      | 4,87                               | allmählicher Über-<br>gang von wabiger<br>Struktur zu nor-<br>malen Granen                           |
| 8/190                     | 1639                                                      | 2,71          | 3,21              | 2595                                | 1325        | 450         | 820                 | 2,49          | 2,17              | 58                                                                                          | 26,6                        | 6,17                               | 12,2                                      | 3,55                               | vgl. Text!<br>K: je Chloroplast<br>93,6 Granen von<br>0,29 $\mu$ Durchmesser                         |
| 24/12                     | 1597                                                      | 2,45          | 3,53              | 2640                                | 1451        | 449         | 740                 | 3,23          | 2,57              | 65                                                                                          | 27,5                        | 5,06                               | 15,4                                      | 5,15                               | nur in den jungen<br>Blättern labile<br>Granen, später<br>normale Struktur                           |
| 16/10<br>16/11?<br>16/45? | 1550                                                      | 3,14          | 3,27              | 2850                                | 1587        | 528         | 735                 | 3,00          | 2,88              | 84                                                                                          |                             |                                    | 1,70                                      | 5,93                               |                                                                                                      |
| 24/7                      | 1403                                                      | 3,35          | 3,56              | 3046                                | 1778        | 538         | 700                 | 3,30          | 3,31              | 80                                                                                          |                             |                                    | 18,6                                      | 6,03                               |                                                                                                      |
| 8/105                     | 1702                                                      | 3,05          | 3,61              | 3078                                | 1790        | 600         | 688                 | 2,98          | 3,47              | 81                                                                                          |                             |                                    | 19,1                                      | 6,01                               |                                                                                                      |

(Fortsetzung)

| Färbung<br>K: der Kotyle-<br>donen<br>R: der Rosette                                      | Aufspal-<br>tung<br>der<br>Hetero-<br>zygoten | Rezessivenausfall in<br>%<br>der Erwartung (F <sub>3</sub> bis F <sub>6</sub> ) | Größe der Rosette |                             |                                         |                   |                                         |                                       |                       |    | Samen-<br>ertrag                                          |                                                                                           | Sonstiges | Vgl.<br>Abbil-<br>dung<br>und<br>Tabelle | Phäno-<br>typus |
|-------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|-------------------|-----------------------------|-----------------------------------------|-------------------|-----------------------------------------|---------------------------------------|-----------------------|----|-----------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|------------------------------------------|-----------------|
|                                                                                           |                                               |                                                                                 | Heterosis         | 30 Tage nach<br>der Aussaat |                                         | bei<br>Blühbeginn |                                         | Blühbeginn<br>(Tage nach der Aussaat) | Insgesamt<br>% der N. | %  | %                                                         |                                                                                           |           |                                          |                 |
|                                                                                           |                                               |                                                                                 |                   | Blattanzahl                 | Blatt-<br>fläche<br><br>cm <sup>2</sup> | Blattanzahl       | Blatt-<br>fläche<br><br>cm <sup>2</sup> |                                       |                       |    |                                                           |                                                                                           |           |                                          |                 |
| 17                                                                                        | 18                                            | 19                                                                              | 20                | 21                          | 22                                      | 23                | 24                                      | 25                                    | 26                    | 27 | 28                                                        | 29                                                                                        | 30        |                                          |                 |
| K: grün<br>R: dunkelgrün                                                                  | 307:97                                        | —                                                                               |                   | 8,1                         | 4,13                                    | 9,5               | 6,28                                    | 35                                    | 64                    | 15 |                                                           | die Blätter<br>sterben relativ<br>früh vom Blatt-<br>rand her ab                          | V 12      |                                          |                 |
|                                                                                           | 668:211                                       | —                                                                               |                   | 11,9                        | 4,81                                    | 15,2              | 12,3                                    | 49                                    | 77                    | 7  |                                                           |                                                                                           |           |                                          |                 |
|                                                                                           | 225:71                                        |                                                                                 |                   | 11,2                        | 3,19                                    | 13,7              | 5,87                                    | 36                                    | 80                    | 12 |                                                           |                                                                                           |           |                                          |                 |
| dunkelgrün                                                                                | 284:78                                        | —                                                                               |                   | 11,2                        | 5,09                                    | 23,3              | 26,9                                    | 74                                    | 71                    | 31 | häufig vege-<br>tative Rück-<br>schläge                   | Abb. 10                                                                                   | V 13      |                                          |                 |
| dunkelgrün                                                                                | 233:81                                        | —                                                                               |                   | 10,8                        | 4,06                                    | 19,7              | 15,5                                    | 60                                    | 53                    | 8  |                                                           | Abb. 11<br>Tab. 9                                                                         | V 14      |                                          |                 |
| dunkelgrün                                                                                | 207:52                                        | 20                                                                              |                   | 10,0                        | 3,97                                    | 15,1              | 13,6                                    | 58                                    | 49                    | 49 |                                                           |                                                                                           | V 15      |                                          |                 |
| K: grün<br>R: weiß-grün<br>gescheckt                                                      | 214:69                                        | —                                                                               |                   | 3,4                         | 0,16                                    | 18,4              | 5,16                                    | 108                                   | 9                     | 45 | in Schatten-<br>kultur weniger<br>zerrissene<br>Scheckung | Abb. 12<br>a—c                                                                            | V 16      |                                          |                 |
| K: gelblichgrün<br>R: hellgrün,<br>weißrandig                                             | 199:47                                        | 24                                                                              |                   | 8,8                         | 4,38                                    | 12,5              | 10,6                                    | 38                                    | 74                    | 2  |                                                           | Abb. 13                                                                                   | V 17      |                                          |                 |
| junge Blätter hell-<br>gelb bis weiß, sehr<br>angsam ergründend<br>(extrem virescens)     | 612:126                                       | 32                                                                              |                   | 1,8                         | 0,02                                    | 24,8              | 18,5                                    | 284                                   | 4                     | 86 |                                                           | Abb. 14<br>a—e<br>Tab. 10                                                                 | V 18      |                                          |                 |
| K: grün, R: 1.—5.<br>Blatt goldgelb,<br>später gleichmäßig<br>gelblichgrüne<br>Rosette    | 308:107                                       | —                                                                               |                   | 5,7                         | 2,47                                    | 11,4              | 13,0                                    | 51                                    | 49                    | 65 |                                                           | Abb. 15<br>a—e<br>Tab. 11                                                                 | V 19      |                                          |                 |
| K: grün, R: alle<br>jungen Blätter<br>gelbgrün, später<br>hellgrün                        | 227:75                                        | —                                                                               | +                 | 8,1                         | 3,25                                    | 11,5              | 13,9                                    | 42                                    | 80                    | 2  |                                                           | Tab. 12                                                                                   | V 20      |                                          |                 |
| K: grün, R: junges<br>1.—6. Blatt gelb-<br>grün, später nor-<br>mal grüne Rosette         |                                               |                                                                                 |                   | 10,7                        | 4,46                                    | 11,0              | 12,7                                    | 37                                    | 99                    | 2  |                                                           | unvollstän-<br>dige Pene-<br>tranz des re-<br>zessiven Al-<br>lels in d. Ho-<br>mozygoten | V 21      |                                          |                 |
| K: grün, R: flie-<br>ßender Übergang<br>von gelberhizigen<br>zu normal grünen<br>Rosetten |                                               |                                                                                 |                   | 12,3                        | 4,52                                    | 15,2              | 16,4                                    | 43                                    | 103                   | 3  |                                                           |                                                                                           |           |                                          |                 |
| K: grün, R: junges<br>1.—6. Blatt gelb-<br>lichgrün, später<br>normal grüne<br>Rosette    |                                               |                                                                                 |                   | 11,5                        | 4,36                                    | 13,3              | 13,0                                    | 40                                    | 89                    | 3  |                                                           |                                                                                           |           |                                          |                 |

| Pro-<br>tokoll-<br>nummer              | Pigmentgehalt<br>(Mittelwerte aus mindestens 3 Messungen) |               |                   |                                     |      |     |                     |               |                   |                                                                                             | Chloroplasten |      |                                       |                               |                                                                                                      |
|----------------------------------------|-----------------------------------------------------------|---------------|-------------------|-------------------------------------|------|-----|---------------------|---------------|-------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------|---------------|------|---------------------------------------|-------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                        | Keimlinge                                                 |               |                   | Rosette<br>30 Tage nach der Aussaat |      |     |                     |               |                   | Zunahme<br>Gesamt-<br>pigment<br>der<br>Rosette<br>gegen-<br>über<br>Keim-<br>ling<br><br>% | Kotyledo      |      | aus-<br>gewach-<br>senes<br>10. Blatt |                               | von der Normal-<br>form abweichende<br>Struktur<br><br>K: in Kotyledo<br>R: in Rosetten-<br>blättern |
|                                        |                                                           |               |                   | γ je g Frischgewicht                |      |     | relativer<br>Gehalt |               |                   |                                                                                             |               |      | Anzahl je<br>Palisadenzelle           | Größe (Durch-<br>messer in μ) |                                                                                                      |
|                                        | Gesamt-<br>pigment<br>γ je g Frischgew.                   | $\frac{a}{b}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ | Gesamt-<br>pigment                  | a    | b   | x+c                 | $\frac{a}{b}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ |                                                                                             |               |      |                                       |                               |                                                                                                      |
|                                        |                                                           |               |                   |                                     |      |     |                     |               |                   |                                                                                             | 1             | 2    |                                       |                               |                                                                                                      |
| 16/205                                 | 1411                                                      | 2,99          | 2,20              | 2550                                | 1330 | 394 | 836                 | 3,38          | 2,06              | 80                                                                                          | 390           | 5,14 | 21,7                                  | 5,27                          | fast nie<br>Stärkekörner                                                                             |
| 16/114<br>16/127 ?                     | 1887                                                      | 2,00          | 3,27              | 3000                                | 1534 | 751 | 715                 | 2,05          | 3,20              | 54                                                                                          |               |      | 20,1                                  | 5,74                          |                                                                                                      |
| 8/32<br>8/47 ?<br>16/137 ?<br>16/141 ? | 992                                                       | 2,04          | 1,67              | 1611                                | 804  | 197 | 610                 | 4,08          | 1,64              | 63                                                                                          | 30,4          | 4,33 | 19,9                                  | 4,18                          | zugleich mit<br>dem<br>Ausbleichen<br>degenerieren<br>die<br>Chloroplasten                           |
| 8/112                                  | 957                                                       | 2,06          | 1,68              | 1499                                | 633  | 313 | 553                 | 2,02          | 1,71              | 57                                                                                          | 28,9          | 4,38 | 19,3                                  | 4,24                          |                                                                                                      |
| 8/114<br>8/154                         | 1118                                                      | 2,29          | 1,86              | 2266                                | 1298 | 435 | 533                 | 2,98          | 3,25              | 103                                                                                         | 29,1          | 4,71 | 19,4                                  | 5,64                          | K: mit dem Aus-<br>bleichen Vakuoli-<br>sierung der Chloro-<br>plasten                               |
| 8/147                                  | 1403                                                      | 3,12          | 2,32              | 2437                                | 1313 | 523 | 601                 | 2,51          | 3,06              | 74                                                                                          | 28,9          | 6,82 | 19,2                                  | 5,54                          | R: während des<br>Ausbleichens labile<br>Grannen=reversible<br>Veränderung                           |
| 16/189                                 | 1376                                                      | 2,50          | 2,84              | 2468                                | 1170 | 505 | 793                 | 2,32          | 2,11              | 94                                                                                          |               |      | 19,0                                  | 6,14                          | R: während des<br>Ausbleichens labile<br>Grannen                                                     |
| 8/27                                   | 1640                                                      | 2,81          | 3,14              | 3082                                | 1725 | 619 | 738                 | 2,79          | 3,18              | 88                                                                                          |               |      | 19,4                                  | 5,92                          |                                                                                                      |
| Normal-<br>form                        | 1718                                                      | 2,90          | 3,13              | 2915                                | 1676 | 578 | 661                 | 2,89          | 3,17              | 78                                                                                          | 28,0          | 6,08 | 18,9                                  | 5,99                          | K: je Chloroplast<br>48,3 Grannen mit<br>0,51 μ Durchmesser<br>3—5 mittelgroße<br>Stärkekörner       |

besonders dicht um den Kern, ihre Zahl ist daher nur annähernd genau zu bestimmen. Wenn die Reservestoffe in den Zellen verbraucht sind, degenerieren sie schnell und sind dann höchstens noch als lipophile Klümpchen wiederzufinden. — Im Fluoreszenzmikroskop konnte keine Eigenfluoreszenz der Proplastiden festgestellt werden.

**L 2:** Äußerlich gleicht die Mutante der als L 1 beschriebenen *albina*-Form vollständig. Ihre Keimblätter sind ebenfalls *frei von sämtlichen Pigmenten*, doch ähneln ihre *Chloroplasten* den weißen Plastiden der lebensfähigen gescheckten Mutante V 16: es sind *kleine wenig färbare Bläschen* (vgl. Abb. 12c). Wegen der Reservestoffe läßt es sich nicht feststellen, in welchem Entwicklungsstadium die Degeneration beginnt. Sobald sich Chloroplasten deutlicher erkennen lassen, sind sie bereits vollständig vakuolisiert.

Fortsetzung)

| Färbung<br>K: der Kotyledonen<br>R: der Rosette                                       | Aufspaltung<br>der<br>Heterozygoten | Heterosis |    | Größe der Rosette           |                  |                   |                  | Samen-<br>ertrag                      |                    |             | Sonstiges                                                                    | vgl.<br>Abbil-<br>dung<br>und<br>Tabelle | Phäno-<br>typus |
|---------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------|-----------|----|-----------------------------|------------------|-------------------|------------------|---------------------------------------|--------------------|-------------|------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------|-----------------|
|                                                                                       |                                     |           |    | 30 Tage nach<br>der Aussaat |                  | bei<br>Blühbeginn |                  | Blühbeginn<br>(Tage nach der Aussaat) | Insgesamt % der N. | taube Samen |                                                                              |                                          |                 |
|                                                                                       |                                     |           |    | Blattan-<br>zahl            | Blatt-<br>fläche | Blattan-<br>zahl  | Blatt-<br>fläche |                                       |                    |             |                                                                              |                                          |                 |
|                                                                                       |                                     |           |    |                             |                  |                   |                  |                                       |                    |             |                                                                              |                                          |                 |
| 17                                                                                    | 18                                  | 19        | 20 | 21                          | 22               | 23                | 24               | 25                                    | 26                 | 27          | 28                                                                           | 29                                       | 30              |
| K: hellgrün,<br>R: alle jungen<br>Blätter gelbgrün,<br>an der Spitze her<br>ergrünend | 209:49                              | 25        | +  | 6,8                         | 2,04             | 10,8              | 12,7             | 58                                    | 58                 | 5           | schizo-<br>kotyp                                                             | gelbherzige Rosetten                     | V 22            |
| R: junges 1.—6.<br>Blatt gelblichgrün,<br>später normal-<br>grüne Rosette             | 585:101                             | 47        |    | 7,4                         | 2,40             | 15,3              | 16,8             | 64                                    | 27                 | 88          |                                                                              |                                          | V 23            |
| K: gelbgrün<br>R: grünadrig<br>interkostal,<br>fahl<br>grünlichgelb<br>ausgebleichen  | 673:223                             | —         |    | 6,1                         | 1,94             | 21,3              | 10,0             | 84                                    | 37                 | 18          | unvollständige<br>Dominanz des<br>+ - Allels                                 | Abb. 16<br>a, b<br>Tab. 13               | V 24            |
|                                                                                       | 154:46                              | —         |    | 6,3                         | 1,71             | 21,8              | 8,7              | 81                                    | 34                 | 16          | Schmalblätt-<br>rigkeit gekop-<br>pelt (Aus-<br>tauschprozent-<br>satz = 39) |                                          |                 |
| K: grün, dann<br>bleckig ausblei-<br>chend; später<br>ellgrüne Rosette                | 379:107                             | —         |    | 10,2                        | 3,97             | 14,2              | 15,8             | 54                                    | 101                | 4           |                                                                              | Abb. 17<br>a, b<br>Tab. 14               | V 25            |
| ange Rosette zeit-<br>lich ausbleichend                                               | 309:106                             | —         |    | 9,0                         | 3,59             | 11,3              | 12,7             | 49                                    | 84                 | 5           |                                                                              |                                          |                 |
| ellgrüne Rosette<br>ausbleichend, spä-<br>ter wieder ergrün-<br>end                   |                                     |           |    | 9,6                         | 2,20             | 13,7              | 8,27             | 57                                    | 69                 | 4           |                                                                              | Abb. 18<br>Tab. 15                       | V 26            |
| vorübergehend<br>hellere Blattrippen                                                  |                                     | +         |    | 6,9                         | 1,41             | 11,4              | 4,3              | 42                                    | 7                  | 13          | starke Antho-<br>cyanbildung                                                 |                                          | V 27            |
| grün                                                                                  | —                                   | —         | —  | 12,3                        | 5,44             | 14,1              | 16,1             | 41                                    | 100                | 3           |                                                                              | Abb. 1–5<br>Tab. 2–6                     | N               |

**L 3:** Die *Kotyledonen* können etwa 15% der normalen Menge an *Carotinoiden* synthetisieren und sind daher cremefarben. Chlorophylle hingegen fehlen noch vollkommen (Abb. 20b). Bei 4 Mutanten des Phänotypus L 3 fanden sich neben den Carotinoiden noch *unbestimmte Farbstoffe* (Abb. 20c) und andere Substanzen, deren maximale Lichtabsorption im ultravioletten Spektralbereich gemessen wurde. Ihre genauere Analyse muß einer späteren Untersuchung vorbehalten bleiben.

Die Chloroplasten sind zum Zeitpunkt, an dem sie einer Untersuchung zugänglich werden, bereits völlig abnorm strukturiert. *In einer kaum färbaren Grundmasse* liegen ein bis mehrere *unregelmäßig geformte, stark angefärbte Klümpchen*, die die Größe normaler Granen weit überschreiten (Abb. 20a). Der grenzplasmolytische Wert der Zellen entspricht ungefähr einer

0,18 mol Saccharoselösung und liegt damit recht niedrig. Plasmolysiert man Flächenschnitte durch die Kotyledonen in 0,31 mol Saccharoselösung, so schrumpfen die Chloroplasten auf fast  $\frac{1}{3}$  ihrer Größe zusammen. Sie sind in 10 Tage alten Keimlingen also bereits erheblich gequollen. Nach 13—15 Tagen, wenn die Kotyledonen abzusterben beginnen, ist die Mehrzahl von ihnen geplatzt.

**L 4:** Die Kotyledonen sind kurz nach dem Entfalten blaßgelb, bleichen aber in diffusum Tageslicht in 2—3 Tagen bis cremefarben aus. Gleichzeitig werden das Hypokotyl und die basalen Teile der Kotyledonen schwach grünlich. Dennoch sind 16—18 Tage nach der Aussaat alle Keimlinge abgestorben, haben also keine längere Lebensdauer als die vollständig

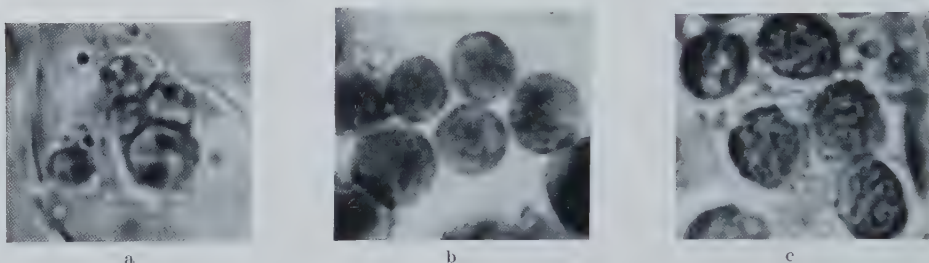


Abb. 21 a—c, L 4 (8/145). a Chloroplasten aus weißem Gewebe der Kotyledonen, b aus den basalen Teilen eines Kotyledo und c aus dem grünlichen Hypokotyl der Keimlinge; 2000:1

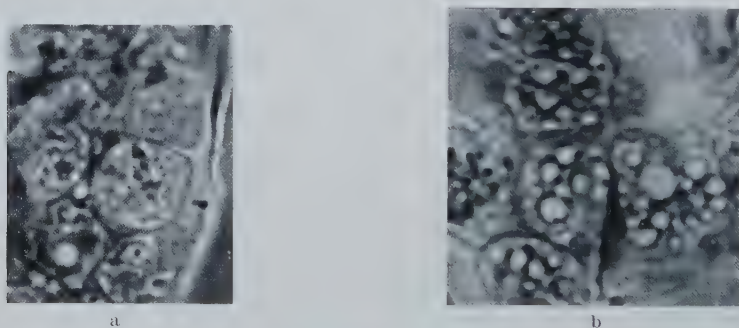


Abb. 22 a u. b, L 5 (16/26). a Chloroplasten aus 6 Tage alten Kotyledonen mit wabenartiger Struktur; 2000:1. b Vakuolierte Chloroplasten aus 10 Tage alten Kotyledonen; 2000:1

weißen Mutanten. — Die Pigmentbestimmungen lassen neben einem überwiegenden Carotinoidanteil auch *geringe Mengen von Chlorophyll* und zwar bis 4% des Gehaltes der Normalform erkennen.

Die *Chloroplasten* sind in den Kotyledonen ebenso gestaltet, wie es von den typisch cremefarbenen Mutanten (L 3) her schon bekannt ist: ein oder zwei *lipophile Klumpen* sind das einzig Auffällige in ihrer unstrukturierten Grundmasse (Abb. 21a). In Serienschnitten quer durch die grünliche Basis der Kotyledonen konnten wir schrittweise folgende Änderungen der Chloroplastenstruktur beobachten: Die oben beschriebenen Klumpen lassen sich immer weniger gut anfärben; sie werden größer, scheinen sich über den ganzen Chloroplasten zu verteilen und sind schließlich als solche überhaupt nicht mehr zu erkennen. Statt dessen ist der ganze Plastid dunkler gefärbt und hat eine *gleichmäßige, wabige Struktur* angenommen (Abb. 21b). Wie im ähnlichen Falle bei V 18 bildet sich in den basalen Teilen der Kotyledonen dieses Wabenmuster *allmählich zu einer normalen Granenstruktur* um. Die färbbare Substanz scheint sich in den Ecken der Waben zu vermehren bzw. zu verdichten, und ist in diesen schließlich vollständig zusammengefaßt. Dadurch wird das Stroma farblos und die typische Granenstruktur hergestellt (Abb. 21c), die allerdings in allen Zellen stets äußerst labil bleibt. Auch können die Chloroplasten keine Stärkekörner ausbilden. — Die Stadienfolge der Chloroplastenausbildung in dieser Mutante wird noch auf S. 239 zu erörtern sein.

**L 5:** Wie bei allen unseren *xantha*-Formen ist auch bei dieser Mutante der Gehalt an Chloroplastenpigmenten und vor allem an Chlorophyllen außerordentlich gering. Die Chloroplasten sind in 10 Tage alten Kotyledonen vollständig degeneriert und von zahlreichen, kleinen Vakuolen durchsetzt (Abb. 22b). Doch gelingt es, da diese Mutante relativ schnell ihre Reservestoffe abbaut, in 6 Tage alten Keimblättern Chloroplasten nachzuweisen, die noch nicht vakuolisiert sind. An ihnen erkennt man eine gleichmäßige, klare Wabenstruktur (Abb. 22a).

**L 6:** Bei der Pigmentanalyse dieser Mutante fanden wir außer den Carotinoiden geringe Mengen eines grünen Farbstoffes, der in seiner Absorption keinem der beiden Chlorophylle

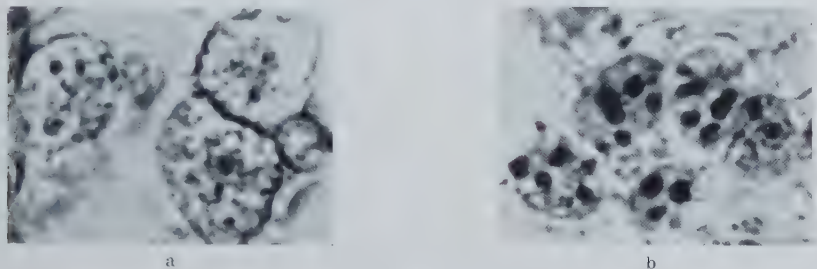


Abb. 23 a u. b. L 7. a (4/22), Beginnende Vakuolisierung wabig strukturierter Chloroplasten; 2000:1. b (8/125), Stärkekörner in Chloroplasten nach Zuckerzufuhr; mit Lugol gefärbt; 1:2000

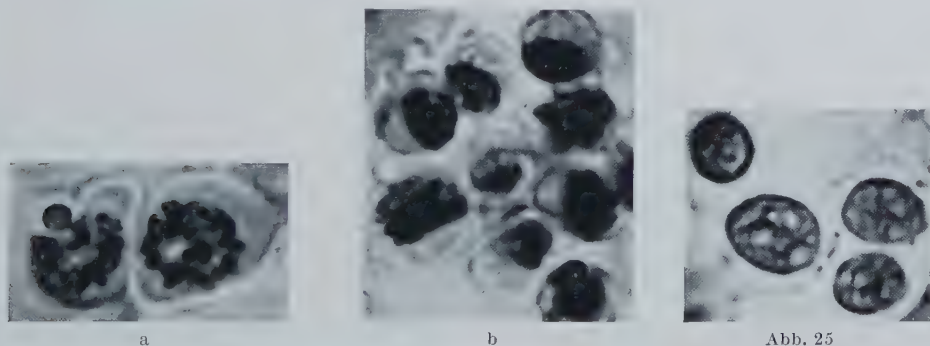


Abb. 24 a u. b. L 13. a Abnorm strukturierte Chloroplasten; 2000:1. b Chloroplasten der Abb. 24a nach Plasmolyse; 2000:1

Abb. 25. L 15. Streifige Chloroplasten; 2000:1

glich. Dieses Pigment ließ sich als *Protochlorophyll* identifizieren, dessen Reduktion zu Chlorophyll genetisch blockiert ist. Damit zusammenhängende Beobachtungen und Versuche wurden an anderer Stelle beschrieben (RÖBBELEN 1956a).

**L 7:** In 8 Tage alten Kotyledonen kann man zwischen den Reservestoffen erstmalig die Struktur der Plastiden erkennen. Die einheitlich grauen Maschen des Wabenmusters sind hier und da von einzelnen dunklen Knoten durchsetzt (Abb. 23a), die in älteren Kotyledonen rasch an Größe zunehmen. — Daß in den Chloroplasten niemals Stärke gebildet wird, scheint lediglich eine Folge der mangelhaften Assimilation und nicht des abweichenden Feinbaues der *xantha*-Plastiden zu sein. Wurden 8 Tage alte Keimlinge mit 0,38 mol Saccharose-lösung infundiert und 48 Std im Dunkeln in der Zuckerlösung belassen (SCHIMPER 1885), so konnten wir in den Chloroplasten nach Lugolfärbung stets Stärkekörner finden (Abb. 23b).

**L 10:** Im Rohchlorophyll dieser dominanten Mutante war mit unseren Methoden keinerlei Chlorophyll *b* nachzuweisen. Gleichzeitig waren die Chloroplasten nicht in der Lage, Stärkekörner aufzubauen (vgl. SEYBOLD 1941b, 1943a). Diese Befunde wurden bereits an anderer Stelle ausführlicher mitgeteilt (RÖBBELEN 1957b).

**L 13:** Sobald die Reservestoffe eine Beobachtung der Chloroplasten zulassen, sind die Granen in der Mitte der Plastiden zusammengeklumpt (Abb. 24a). Zum Teil sind sie noch an

Tabelle 17. Die totalen Blattfarbmutanten

| Proto-<br>koll-<br>nummer | Färbung der<br>Kotyledonen | Auf-<br>spaltung<br>der<br>Hetero-<br>zygoten<br>(normal;<br>mutiert) | Rezes-<br>siv-<br>ausfall<br>in %<br>Erwar-<br>tung<br>(F <sub>3</sub> bis<br>F <sub>8</sub> ) | Pigmentgehalt<br>(Mittelwerte aus mindestens 3 Messungen) |      |                                     |       |                                       | Chloroplasten                       |                                            |        | Vgl.<br>Abbil-<br>dung | Phänotypus                                                                  |                |     |
|---------------------------|----------------------------|-----------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|------|-------------------------------------|-------|---------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------------|--------|------------------------|-----------------------------------------------------------------------------|----------------|-----|
|                           |                            |                                                                       |                                                                                                | γ je g Frischgewicht                                      |      | relativer Gehalt                    |       | Anzahl<br>je Pali-<br>saden-<br>zelle | Größe<br>(Durch-<br>messer<br>in μ) | von der Normalform<br>abweichende Struktur |        |                        |                                                                             |                |     |
|                           |                            |                                                                       |                                                                                                | Gesamt-<br>pig-<br>ment                                   | a    | b                                   | x + c |                                       |                                     |                                            | a<br>b |                        |                                                                             | a + b<br>x + c |     |
| 1                         | 2                          | 3                                                                     | 4                                                                                              | 5                                                         | 6    | 7                                   | 8     | 9                                     | 10                                  | 11                                         | 12     | 13                     | 14                                                                          | 15             | 16  |
| 16/13                     | weiß (albina)              | 629:207                                                               | —                                                                                              | —                                                         | 0    | 0                                   | 0     | 0                                     | —                                   | —                                          | 29,9   | 0,63                   | Proplastiden                                                                | 19             | L 1 |
| 8/97<br>16/135            | weiß (albina)              | 1690:314                                                              | 37                                                                                             | —                                                         | 0    | 0                                   | 0     | 0                                     | —                                   | —                                          | 13,4   | 1,76                   | vakuolierte<br>Jungchloroplasten                                            |                | L 2 |
| 16/35<br>16/187<br>24/5   | cremefarben<br>(albina)    | 1010:194                                                              | 30                                                                                             | —                                                         | 21,4 | 0                                   | 0     | 21,4                                  | —                                   | 0                                          | 14,2   | 2,23                   | ein färbbarer Klumpen<br>im schwach angefärbten<br>Stroma                   |                | L 3 |
| 16/1                      | cremefarben<br>(albina)    | 1070:248                                                              | 25                                                                                             | +                                                         | 27,8 | 0                                   | 0     | 27,8                                  | —                                   | 0                                          | 12,1   | 2,80                   |                                                                             |                |     |
| 8/74                      | cremefarben<br>(albina)    | 1142:159                                                              | 55                                                                                             | —                                                         | 44,4 | 0                                   | 0     | 44,4                                  | —                                   | 0                                          | 12,3   | 2,52                   |                                                                             | 20a            |     |
| 16/67                     | cremefarben<br>(albina)    | 509:129                                                               | 24                                                                                             | —                                                         | 35,0 | 0                                   | 0     | 35,0                                  | —                                   | 0                                          | 10,4   | 3,91                   | ein zentraler und mehrere<br>periphere färbbare<br>Klumpen                  | 20b            | L 4 |
| 16/123<br>16/177          | cremefarben<br>(albina)    | 713:141                                                               | 34                                                                                             | —                                                         | 46,3 | 0                                   | 0     | 46,3                                  | —                                   | 0                                          | 10,8   | 2,48                   | zwei färbbare Klumpen<br>im Stroma                                          | 20c            |     |
| 16/19                     | cremefarben<br>(albina)    | 1619:102                                                              | 76                                                                                             | —                                                         | 53,9 | 0                                   | 0     | 53,9                                  | —                                   | 0                                          | 11,0   | 3,91                   | mehrere färbbare Klumpen<br>im Stroma                                       |                |     |
| 8/98<br>8/145?            | bläßgelb<br>(virescens)    | 628:147                                                               | 24                                                                                             | —                                                         | 67,8 | 19,4                                | 2,6   | 45,8                                  | 7,46                                | 0,48                                       | 14,1   | 3,13                   | alle Übergänge von einem<br>färbbarem Klumpen zu<br>normaler Granenstruktur | 21a c          | L 5 |
| 16/26<br>8/80?            | bläßgelb<br>(xantha)       | 1064:259                                                              | 22                                                                                             | +                                                         | 76,0 | 5,6                                 | 8,7   | 61,7                                  | 0,64                                | 0,21                                       | 18,9   | 5,36                   | wabige Struktur, später<br>Vakuolisierung der Chloro-<br>plasten            | 22a, b         | L 6 |
| 4/21                      | bläßgelb<br>(xantha)       | 872:261                                                               | —                                                                                              | —                                                         | 114  | (Proto-<br>chloro-<br>phyll)<br>3,9 | —     | 110,1                                 | —                                   | —                                          | 24,9   | 3,58                   | völlig normal strukturierte<br>Chloroplasten!                               |                |     |

|             |                         |          |       |      |      |       |     |      |      |      |        |       |
|-------------|-------------------------|----------|-------|------|------|-------|-----|------|------|------|--------|-------|
| 4/22        | gelb (xantha)           | 1055:287 | —     | 193  | 21,3 | 28,9  | 143 | 0,74 | 0,35 | 14,5 | 5,48   | } L 7 |
| 8/25        | gelb (xantha)           | 665:171  | 18    | 271  | 10,6 | 16,9  | 244 | 0,63 | 0,11 | 15,3 | 4,54   |       |
| 24/15       | gelb (xantha)           | 542:205  | (-26) | 270  | 94,4 | 42,4  | 113 | 2,23 | 1,21 | 21,6 | 3,98   | L 8   |
| 8/97        | grünlichgelb (xantha)   | 1305:314 | 29    | 523  | 187  | 125   | 211 | 1,49 | 1,48 | 23,9 | 4,47   | L 9   |
| 16/15       | grünlichgelb (xanthal)  | 242:391  |       | 558  | 341  | (6,7) | 217 | 50,9 | 1,60 | 25,2 | 3,06   | L 10  |
| 8/187       | gelbgrün (chlorina)     | 511:122  | 23    | 789  | 329  | 159   | 301 | 2,07 | 1,63 | 26,7 | 4,42   | L 11  |
| 16/144      | gelbgrün (chlorina)     | 781:98   | —     | 1080 | 554  | 213   | 313 | 2,60 | 2,45 | 29,9 | 6,21   | L 12  |
| 16/140      | gelblichgrün (chlorina) | 816:201  | 21    | 1011 | 545  | 147   | 389 | 3,71 | 1,78 | 27,3 | 6,34   | L 13  |
| 16/28       | gelblichgrün (chlorina) | 742:179  | 22    | 1291 | 727  | 245   | 319 | 2,97 | 2,42 | 26,5 | 5,94   | L 14  |
| 8/151       | gelblichgrün (chlorina) | 421:93   | 38    | 1336 | 664  | 217   | 455 | 3,06 | 1,94 | 31,9 | 4,29   | L 15  |
| 8/158       | grün                    | 659:193  | —     | 1612 | 932  | 321   | 359 | 2,91 | 3,49 | 29,5 | (7,96) | L 16  |
| Normal-form | grün                    | —        | —     | 1678 | 946  | 326   | 406 | 2,90 | 3,13 | 28,0 | 6,08   | 1—5 N |

ihrer typischen Linsenform zu erkennen, können aber auch schon vollständig ineinander gelaufen sein. An schadhafte Stellen der Chloroplastenmembran kann diese färbare „Granensubstanz“ in größeren Tropfen (ähnlich wie bei V 19: Abb. 15b) austreten. Auch nach völliger Plasmolyse der Zellen bleibt um die Plastiden eine hyaline Hülle deutlich erhalten (Abb. 24b). Sie ist also nicht nur das Ergebnis einer bloßen Quellungserscheinung.

**L 15:** Statt normaler Granen durchziehen den Chloroplasten regellose grobe Lamellen färbbarer Substanz (Abb. 25). Diese Struktur, die an Plastiden völlig verdorbener Präparate erinnert, erhielten wir, sobald die Reservestoffe in den Zellen verbraucht waren, in Lebendpräparaten und nach sorgfältiger Osmiumsäurefixierung.

## C. Theoretischer Teil

### I. Die Chloroplastenpigmente der Blattfarbmutanten

Im letzten Abschnitt wurde über zahlreiche Beobachtungen und Ergebnisse berichtet, die nun eines gegenseitigen Vergleiches und einer Einordnung bedürfen. Entsprechend der Aufgabe, die wir uns eingangs stellten, ist also zu untersuchen, ob sich Beziehungen einmal zwischen dem Gehalt an Blattfarbstoffen und der Chloroplastenstruktur und zum anderen zwischen einer bestimmten Ausgestaltung des Pigmentapparates und der Photosynthese- bzw. Wachstumsleistung der Pflanze aufdecken lassen. Allerdings sind solchen Überlegungen Grenzen gezogen und eine scheinbare Parallelität kann unschwer Anlaß zu Fehlschlüssen geben.

Dieses sei vorweg an einem Beispiel gezeigt: WILLSTÄTTER und STOLL (1918) verglichen an den Blättern gelbblättriger Gehölzvarietäten (*aurea*-Formen) Chlorophyllgehalt und Photosyntheseleistung, indem sie die „Assimilationszahl“ bestimmten (d. i. die stündlich assimilierte  $\text{CO}_2$ -Menge in Gramm bezogen auf 1 g Chlorophyll). Sie stellten dabei für *aurea*-Blätter eine vielfach höhere Assimilationszahl fest als für vergleichbare Blätter der normal grünen Stammform. Zum Beispiel erreicht ein *aurea*-Blatt von *Sambucus* die 18fache Assimilationszahl der Normalform. Wenn also 1 Molekül Chlorophyll in einem grünen Blatt stündlich 131 Moleküle  $\text{CO}_2$  verarbeitet, so kann es in einem *aurea*-Blatt 2357 Moleküle  $\text{CO}_2$  umsetzen. Die Verfasser erklärten das Ergebnis durch eine „Leistungssteigerung des enzymatischen Systems“, das im Assimilationsprozeß mit dem Chlorophyll gekoppelt ist. Diese Deutung wurde von SEYBOLD und WEISSWEILER (1942, 1943) kritisiert. Nicht die Menge des Chlorophylls, sondern die von den Farbstoffen absorbierten Energiequanten sind für die Photosynthese von Bedeutung. In normal grünen Blättern bleiben nämlich viele Chlorophyllmoleküle in den tieferen Mesophyllschichten „unbeschäftigt“, d. h. leiden an Lichtmangel, so daß eine Verminderung der Farbstoffmenge auf z. B.  $\frac{1}{10}$  nur eine Absorptionssenkung um  $\frac{1}{2}$  nach sich zieht. Chlorophyllmenge und Lichtabsorption und dementsprechend auch die Photosyntheseleistung sind folglich einander keineswegs direkt proportional, wie es WILLSTÄTTER und STOLL (1918) annahmen. Das bedeutet aber für unseren Zusammenhang, daß einer bestimmten Veränderung der Pigmente Photosynthese und Wachstum keineswegs immer linear zu folgen brauchen, da die Photosynthese in einer grünen Pflanze ja nicht allein vom Pigmentgehalt abhängt (vgl. DAVIS 1952, SCHÖTZ 1955, KANDLER und SCHÖTZ 1956). Beim Vergleich von Chlorophyllgehalt und Wachstum der Blattfarbmutanten macht es diese Tatsache oft unmöglich, Ursache und Wirkung eindeutig zu koordinieren; auf jeden Fall ist sie bei allen Schlußfolgerungen zu beachten.

#### a) Die Gesamtmenge der Chloroplastenfarbstoffe

Daß es bestimmte Mutationen gibt, die in den Pflanzen die Farbstoffsynthese vollständig blockieren können, ist schon seit den ersten Anfängen der Mutationsforschung immer wieder beschrieben worden (DE VRIES 1901, BAUR 1907, NIELSON-EHLE 1913, EMERSON 1912, LODEWIJKS 1911). Auch an unserem Material (L 1 und L 2) ließ sich das erneut bestätigen.

Die Keimlinge solcher Mutanten verhungern, sobald sie die Reservestoffe aus ihren Samen verbraucht haben. In vielen Fällen geht diese Letalität ausschließlich auf den

Pigmentverlust also die fehlende Photosynthese zurück, wie SROEHR 1942 nachweisen konnte. Er führte albinotischen Pflänzchen von *Zea Mays* durch die Blätter ausreichende Mengen von Zucker zu und konnte sie auf diese Weise bis zur Ausbildung rudimentärer Kolben kultivieren.

In unserem Zusammenhange interessiert aber mehr, welche *Mindestmenge an Chloroplastenpigmenten* und vor allem an Chlorophyllen einer Pflanze zur Verfügung stehen muß, um den Ablauf einzelner Lebensfunktionen möglich zu machen.

Schon CORRENS (1919) berichtete dazu, daß eine *alborvariabilis*-Form von *Capsella bursa pastoris* noch bei  $\frac{1}{10}$  der Chlorophyllmenge einer normalen Pflanze am Leben bleiben und wenn auch nur sehr langsam weiterwachsen konnte. Auch DEMEREC (1935) fand eine fahlgrüne Gersten-Mutante (*xantha* 2), die sich bei nur 10% des Chlorophylls der Ausgangsform bis zur Reife entwickelte. Leider geben die meisten Angaben anderer Autoren auf unsere Fragestellung keine genügende Antwort. Denn entweder sind gute Pigmentbestimmungen ohne ein genaues Protokoll von der Entwicklung der Pflanzen oder vollständige Beschreibungen der Mutanten nur mit mehr oder weniger vagen Farbbezeichnungen versehen.

Mit der *virescens*-Mutante V 18 können wir ein Beispiel dafür geben, daß eine Pflanze noch bei 1,6% der üblichen Chlorophyllmenge, und insgesamt nur 6% des normalen Pigmentgehaltes eigenständig existieren und sogar ihre Keimlinge weitgehend normal ausdifferenzieren kann (vgl. das autotrophe Wachstum der Chloroplasten in ihnen). Eine *Lebensfähigkeit* mit solch außerordentlich geringen Chlorophyllmengen ist unseres Wissens bisher noch von keiner Pflanze analysiert worden. Sie ist davon abhängig, daß außer dem Farbdefekt alle anderen Voraussetzungen für einen normalen Stoffwechsel erfüllt sind. Eine von diesen Bedingungen sind funktionsfähige Plastiden, die, wie beschrieben, bereits im „weißen Entwicklungsstadium“ dieser Mutante grundsätzlich von denen letaler, cremefarbener Keimlinge verschieden sind (vgl. S. 210). Ein äußerlich erkennbares Wachstum auf Grund selbständig assimilierter Stoffe, d. h. die Anlage der ersten Rosettenblätter, ließ sich allerdings bei dieser Mutante erst beobachten, als der Chlorophyllgehalt um etwa das 10fache (14,2% der N) zugenommen hatte (Tabelle 10).

Läßt sich also an Hand unseres Materials feststellen, daß schon rund 2% der normalen Chlorophyllmenge zur Erhaltung der notwendigsten Lebensfunktionen vollständig ausreichen, so liegt das Minimum, das eine *Ausbildung keimfähiger Samen* gestattet, offensichtlich erheblich höher. Bei einem Versuch, die Beziehungen zwischen Reproduktionsleistung und Pigmentapparat der Pflanzen herzustellen, geht eine große Zahl anderer Entwicklungs- und Wachstumsfaktoren in die Rechnung ein. Daß aber zweifellos ein Zusammenhang mit den Photosyntheseprozessen besteht, haben OEHLKERS (1937) und ZÜRN (1937, 1939) in Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis nachgewiesen.

Leider kann die Literatur über Blattfarbmутanten für dieses Problem wiederum kaum ausgewertet werden. Aus einfachen Beobachtungen an den zahlreichen Farbvarianten, die allerorts untersucht werden, müßten sich aber ohne Mühe interessante Zusammenhänge aufdecken lassen. — WHITAKER (1952) berichtet von einer chlorophylldefekten Melone, die bei 40% des normalen Chlorophyllgehalts keinen Abfall in der Reproduktions- und Wachstumsleistung gezeigt habe.

Unter unseren *chlorina*-Mutanten ist V 1 in der Lage, mit 30% der normalen Chlorophyllmenge voll ausgebildete Samen zu erzeugen. Hiermit scheint bei *Arabidopsis* das Minimum größenordnungsmäßig erreicht zu sein. Dafür sprechen auch *chlorina*-Mutanten wie V 3 und V 4. Bei ihnen wirken sich geringfügige

Schädigungen, die bei V 3 in einer labilen Granenstruktur der Chloroplasten und bei V 4 in einem abweichenden *a/b*-Verhältnis ihren Ausdruck finden, in einer 100%igen Sterilität aus. Die gleichen Veränderungen beeinträchtigen bei anderen Mutanten mit höherem Chlorophyllgehalt die Fertilität nicht. Offenbar sind die Mutanten V 3 und V 4 auf Grund ihres geringen Farbstoffgehaltes gegen alle zusätzlichen physiologischen Störungen besonders anfällig. Ob bei anderen Pflanzen eine Erniedrigung der Chlorophyllmenge auf rund  $\frac{1}{3}$  ebenfalls schon eine Grenze für die Reproduktionsfähigkeit darstellt, vermögen wir nicht zu beurteilen. Es läßt sich nur anführen, daß *Arabidopsis* besonders stark auf Änderungen in den Umwelts- und Ernährungseinflüssen reagiert (vgl. RÖBBELEN 1956 b), und also wohl durch die chlorophyllbedingte Photosyntheseminderung mehr als andere Pflanzen geschädigt wird.

Die obere Grenze der *Pigmentsynthese* in Blattfarbmutanten ist unseres Wissens bisher ebenfalls noch nicht bestimmt worden. In der Regel haben solche Mutanten auch wenig Beachtung gefunden. Daß sie vorkommen können, berichtete z. B. HIGHKIN (1950) bei Gerste. Seine „*chlorina* (?)“-Form hatte rund 30% mehr Chlorophyll als die Normalpflanzen. Das entspricht unserer Messung an der Mutante V 15 (= 135% vom Chlorophyllgehalt der N). Erstaunlich ist, daß bei unseren Formen mit keinem der beschriebenen 6 Erbfaktoren, die im doppelt rezessiven Zustand dunklere Blätter bedingen (vgl. Tabelle 16), ein Leistungszuwachs einhergeht. Im Gegenteil bleibt in allen Mutanten das Wachstum hinter der Normalform zurück, so daß zu überlegen ist, ob nicht die Ausfärbung nur scheinbar intensiver und letztlich also darauf zurückzuführen ist, daß eine normale Pigment- und Chloroplastengarnitur nur auf ein kleineres Blattvolumen zusammengedrängt ist. Für V 15 läßt sich dieser Einwand ausschließen: Anzahl und Größe der Chloroplasten gleichen der Normalform, auch die Dicke der Blätter ist nicht meßbar verändert. Der 19% geringeren Blattfläche steht aber ein 35% höherer Farbstoffgehalt gegenüber. Eine direkte Pigmentvermehrung in den Chloroplasten ist also in diesem Falle nicht von der Hand zu weisen. Ob der Feststellung, daß in unseren dunkleren Strahlenmutanten ein Leistungsabfall resultiert, eine allgemeinere Bedeutung zukommt, ist noch nicht zu entscheiden.

So gewiß es innerhalb der hiermit angedeuteten Grenzen ganz bestimmte *quantitative Beziehungen zwischen Chlorophyllmenge und Photosynthese- bzw. Wachstumsleistung* gibt, so unsicher sind alle weiteren Aussagen, die sich darüber machen lassen. Wie bereits S. 226 erwähnt, kann allein das als erwiesen gelten, daß keine unmittelbare lineare Proportionalität zwischen beiden Größen besteht (vgl. DRAUTZ 1935, FLEISCHER 1935 u. a.). Darum sei hier nur noch auf eine Beobachtung hingewiesen. Es ist eine bekannte Tatsache, daß die  $\text{CO}_2$ -Assimilation der Pflanzen ein Überschußprozeß ist, d. h. daß in der Regel weit mehr Assimilate gebildet werden, als die Pflanze unbedingt benötigt. Dafür sind alle Panaschüren und Schecken ein häufig zitiertes Beispiel. Auch scheint das Chlorophyll normalerweise in überoptimaler Menge in den Blättern zu entstehen.

Zum Beispiel war bei Photosynthesemessungen an *aurea*-Varietäten von Gehölzen (MICHAEL 1954) bei einem Chlorophyllgehalt von mehr als 45% der Stammform kein Abfall der Assimilationsleistung zu bemerken. Erst bei weniger als 25% Chlorophyll wurde der  $\text{CO}_2$ -Umsatz auf 85% und weniger erniedrigt. Die Lichtabsorption der Blätter blieb bei Verminderung des Chlorophyllgehaltes bis auf 65% der Normalform unverändert. Zwar beschreibt MICHAEL (1954), daß die *aurea*-Varietäten im Wuchs immer mehr oder weniger hinter den

grünen Formen zurückblieben, doch meint er, das durch früheren Laubfall oder als Folge der Veredelung der Gehölze erklären zu können.

Überschaut man aber unsere Ergebnisse in der Tabelle 16, so ergibt sich, daß schon durch eine viel geringere Erniedrigung der Chlorophyllmenge das Wachstum der Mutanten merklich gehemmt wird. Nicht immer drückt sich das in einer verminderten Endgröße der Rosette aus; durch eine längere vegetative Entwicklung können sogar größere Pflanzen entstehen. An der Wachstumsgeschwindigkeit (der Blattfläche 30 Tage alter Rosetten) ist die Schädigung aber stets deutlich zu erkennen. Diese Unstimmigkeiten lassen sich jedoch leicht erklären. Unsere Pflanzen wurden, damit sich die Chlorophylldefekte deutlicher ausprägen sollten, in flachen Handkisten und in wenig nährstoffreicher Erde im Gewächshaus kultiviert. Im Freilandbeet war die gesamte vegetative Entwicklung der *Arabidopsis*-Rasse Antwerpen viel üppiger, so daß wir sie im Gewächshaus möglicherweise gerade an der Grenze kultivierten, die noch ein normales Wachstum gewährleistet. Daß sich unter diesen Verhältnissen jede zusätzliche Störung in einer Wachstumshemmung bemerkbar macht, wird so verständlich.

#### b) Die Zusammensetzung der Chloroplastenfarbstoffe

Auch die Zusammensetzung der Blattpigmente kann durch genetische Einflüsse in extremer Weise verändert werden, wie zahlreiche Beispiele an den verschiedensten Pflanzen zeigen. Das läßt sich bereits an der sehr unterschiedlichen Ausfärbung solcher Farbvarianten erkennen. Bei *Arabidopsis* bilden sie eine vollständige Serie von weißen bis zu dunkelgrünen Pflanzen, und auch bei Mais (SCHWARTZ 1949), Gerste (HOLM 1954) oder *Antirrhinum* (STUBBE 1941) ließen sich solche Reihen aufstellen.

Die *albina*-Typen sind sämtlich letal. Wir fanden Formen, die überhaupt keine normalen Chloroplastenfarbstoffe ausbilden können (L 1 und L 2). Auch von Mais (SCHWARTZ 1949) und Gerste (HOLM 1954) wurden solche Mutanten beschrieben. Die Mehrzahl der *albina*-Formen ist jedoch in der Lage, geringere Mengen von Carotinoiden aufzubauen. Dieses ist äußerlich an einer mehr cremeweißen Färbung der Keimlinge zu erkennen. Schon SCHWARTZ (1949) machte darauf aufmerksam, daß die meisten in der Literatur beschriebenen *albina*-Mutanten in diese zweite Klasse einzureihen sind. Bei uns sind es 75% der untersuchten *albina*-Typen.

Wie die *albina*- sind auch unsere *xantha*-Formen über das Keimlingsalter hinaus nicht lebensfähig. In ihnen kommt aber zu den Carotinoiden schon eine mehr oder weniger geringe Menge von Chlorophyllen hinzu, wobei intensiver gefärbte Mutanten mehr Chlorophyll als die blaß gelben enthalten.

Lange Zeit hat man in Erwägung gezogen, ob damit ein Zusammenhang der Chlorophyll- und Carotinoidsynthese angezeigt und eventuell ein bestimmter Schwellenwert von Carotinoiden Voraussetzung für einen Chlorophyllaufbau sei. Unterstützt wurde diese Vorstellung auch von KARRER (1932), der die Ähnlichkeit der Polyenkette des Carotins und des Phytols aufdeckte. Neuerdings haben aber KOSKI und SMITH (1951) vom Mais und WALLACE und SCHWARTING (1954) von *Helianthus* erstmalig Mutanten beschrieben, in denen sich Chlorophyll bilden konnte, ohne daß meßbare Mengen von Carotinoiden nachzuweisen gewesen wären. Danach liegt eine direkte Abhängigkeit der Chlorophyllsynthese von den Carotinoiden wohl nicht vor. Jedoch sind gewisse Wechselbeziehungen zwischen diesen beiden Prozessen z.B. beim Belichten etiolierter Pflanzen (EULER und HELLSTRÖM 1929, SEYBOLD und EGGLE 1938 u.a.) durchaus zu erkennen. So bestätigt kürzlich FRANK (1951), daß bei etiolierten

*Avenakoleoptilen*, einer anfänglichen Chlorophyllzunahme eine Carotinoidabnahme gegenübersteht. Auch läßt sich in unseren Tabellen 16 und 17 die bekannte Tatsache erneut belegen, daß in den meisten Blattfarbmutanten mit zunehmender Stärke des Farbdefektes fallende  $a+b/x+c$ -Verhältnisse vorkommen. Formen, in denen nur Chlorophylle, aber keine Carotinoide gebildet werden, fanden wir nicht.

In unseren *xantha*-Mutanten war in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von HOLM (1954) an Gerste die Menge des Chlorophylls a im Verhältnis zu Chlorophyll b bedeutend erniedrigt. Das läßt sich, wie im folgenden noch zu erklären sein wird, auf einen stärkeren Pigmentabbau in den Kotyledonen zurückführen (vgl. S. 232).

In den *viridis*-Mutanten sind Chlorophylle in einer solchen Menge vorhanden, daß zahlreiche Typen lebensfähig sind, in Sonderheit diejenigen, in denen trotz niedrigeren Gesamtpigmentgehalts die normalen Farbquotienten erreicht werden. Vor allem der  $a/b$ -Quotient gleicht in vielen *viridis*-Pflanzen weitgehend der Normalform, wie WILLSTÄTTER und STOLL (1913) auch bei *aurea*-Varietäten von Gehölzen feststellten ( $a/b = 2,93 \pm 0,5$ ). In unseren *Arabidopsis*-Mutanten ist er nur in 3 Fällen wesentlich niedriger. Bei V 4, einer *chlorina*-Mutante mit relativ geringem Pigmentgehalt, scheint diese Veränderung, wie bereits erwähnt, auch die Leistungsfähigkeit der Pflanzen zu beeinträchtigen. Auch die heterozygotischen Pflanzen von V 4 (8/149), in denen sich das rezessive Allel noch in einer merklichen Verschiebung des  $a/b$ -Quotienten ausprägt, haben kleinere Rosetten. Doch ist das untersuchte Material zu klein, um die Grenze der unschädlichen Schwankungen des  $a/b$ -Quotienten abschätzen zu können.

#### c) Veränderungen in der Pigmentzusammensetzung

Den abweichenden Farbstoffgehalt in *aurea*-Blättern deuteten SEYBOLD und EGGLE (1938) als eine *Variation der Aufbaugeschwindigkeit* der Pigmente (ebenso BAUER 1956). Auf diese Weise kann es in verschiedenen Farbvarietäten zweifellos zu einem unterschiedlich hohen Pigmentgehalt kommen. Aber nicht allein die Synthese ist für die jeweilige Farbstoffmenge in den Blättern entscheidend. Wenn man z.B. von einem Baum die dunkelgrünen Schattenblätter ins direkte Sonnenlicht biegt, so sinkt in wenigen Tagen ihr Farbstoffniveau auf das der Sonnenblätter herab (DRAUTZ 1935, vgl. BAUER 1956). Ebenso wiesen TURCHIN et al. (1953) mit der Isotopenmethodik nach, daß in Spinatblättern in 72 Std 95% des Gesamtchlorophylls erneuert werden, die Chloroplastenpigmente also in den dauernden Umbau der konstitutionellen Proteine mit einbezogen sind. Also spielen im Pigmentstoffwechsel neben Aufbauprozessen gleichzeitig stets auch *Abbauvorgänge* eine entscheidende Rolle.

Aus den Arbeiten von NAGEL (1939), MONTFORT und KRESS-RICHTER (1950) und MONTFORT et al. (1952) kennen wir hinsichtlich der Wirkung des Lichtes in grünen Blättern 2 Reaktionsweisen: Beim *photostabilen Typ* nimmt der Chlorophyllgehalt proportional der absorbierten Lichtmenge zu, so daß in direktem Sonnenlicht am meisten Chlorophyll gebildet wird. Solche Blätter untersuchten z.B. SEYBOLD (1941 a), EGGLE (1944), SEYBOLD und EGGLE (1937, 1938, 1940) oder STROTT (1938). Neben dieser Reaktionsweise gibt es aber auch einen *photolabilen Typ*, der bei grünen Pflanzen ebenso weit verbreitet ist. Bei diesem wirkt starkes Licht „hemmend“ auf die Chlorophyllsynthese und bereits gebildete Chlorophyllmoleküle werden bei starker Sonneneinstrahlung abgebaut, ohne daß die Plasmolysierbarkeit der Zellen darunter zu leiden braucht (MONTFORT et al. 1952). Es kommen also in normal grünen Blättern ebenso häufig Variationen der Pigmentaufbau- wie auch der -abbaugeschwindigkeit vor. In

*aurea*-Varietäten können diese Veränderungen eine besonders auffällige Steigerung erfahren (MICHAEL 1953, SAGROMSKY 1954, 1956, BAUER 1956 u. a.).

In der gleichen Weise kann auch für unsere Blattfarbmutanten von *Arabidopsis* die verschiedene Ausfärbung auf eine *Störung des Gleichgewichts* zwischen diesen beiden gegenläufigen Prozessen zurückgeführt werden, wobei 1. mehr der Aufbau gehemmt und 2. mehr der Abbau beschleunigt sein kann. Vor allem diejenigen Pflanzen, die im Verlauf ihrer Entwicklung ihre Blattfarbe sichtbar verändern, können im folgenden als Beleg für diese Anschauung zitiert werden.

1. Über die zeitliche Folge beim *Aufbau* der Chloroplastenpigmente in Laubblättern liegt eine größere Anzahl von Untersuchungen vor (SEYBOLD und EGLE 1937, 1938, BECK 1937, NAGEL 1939, GOODWIN und OWENS 1947, BLAAUW-JANSEN et al. 1950, KOSKI 1950 u. a.). Ihnen entsprechen unsere Befunde an *Arabidopsis*, daß die Carotinoide schneller als die Chlorophylle, Chlorophyll *a* schneller als *b* und Xanthophyll schneller als Carotin gebildet werden (vgl. S. 199). In Blattfarbmutanten ist dieser Prozeß, der normalerweise in wenigen Tagen abgeschlossen ist, zuweilen sehr stark verzögert. Wie bereits SEYBOLD und EGLE (1938) an *aurea*-Varietäten von *Taxus* konnten auch wir an der *virescens*-Mutante V 18 diesen Vorgang gleichsam in „Zeitlupenaufnahme“ verfolgen. In allen Einzelheiten, in den anfänglich großen  $a/b$ - und  $x/c$ - und den kleinen  $a + b/x + c$ -Quotienten gleicht er ganz dem normalen Vorgang. Auch in den jungen Blättern der gelbherzigen Rosetten von V 20 konnten diese Veränderungen der Farbstoffzusammensetzung eindeutig nachgewiesen werden, die für eine solche verringerte Aufbaugeschwindigkeit der Farbstoffe bezeichnend sind. Wie diese „Zeitlupenaufnahme“ physiologisch zu deuten ist, muß zunächst unbeantwortet bleiben. Irgendein System im Ergrünungsvorgang der Plastiden scheint in diesen Fällen träger zu reagieren als bei normal ergrünenden Blättern. Dafür spricht, daß z. B. BRIX (1955) bei albinotischen Tomaten die Pigmentaufbaugeschwindigkeit durch Temperaturerhöhung merklich steigern konnte.

2. Auch über die *Abbauprozesse* der Chloroplastenpigmente liegen ältere Arbeiten vor. In allen Untersuchungen stellte sich übereinstimmend heraus, daß die Carotinoide gegen einen Abbau viel resistenter als die Chlorophylle, die  $a + b/x + c$ -Quotienten also stets kleiner als normal sind.

Ob das Ausbleichen grüner Blätter im Dunkeln (EGLE 1944, FRANK und KENNEY 1955) beobachtet oder die herbstliche Laubfärbung (RUDOLPH 1934, SEYBOLD 1943, WOLF 1956), *aurea*-Formen (WILLSTÄTTER und STOLL 1918, SCHARFNAGEL 1931, MICHAEL 1953, BAUER 1956) oder *lutescens*-Mutanten beobachtet wurden, das Ergebnis war stets das gleiche. Bei den erwähnten Mutanten von KOSKI und SMITH (1951) und WALLACE und SCHWARTING (1954) war der Chlorophyllschwund so stark, daß die Pflanzen in normalem Tageslicht überhaupt kein Chlorophyll in ihren Blättern erhalten konnten. Derart extreme Verhältnisse sind in anderen Mutanten unseres Wissens noch nicht beschrieben worden. Gleichzeitig berichten die Verfasser aber auch, daß in ihren Pflanzen keinerlei Carotinoide gefunden werden konnten. Da den Carotinoiden häufig eine gewisse Schutzfunktion für das Chlorophyll zugeschrieben wird (GRIFFITH et al. 1955 u. a.), könnte ihr Fehlen die Instabilität des Chlorophylls erklären.

Auch unsere Befunde können die geringere Resistenz des Chlorophylls gegenüber den Carotinoiden bestätigen (vgl. V 2, V 3, V 19, V 24, V 25 und V 26); in allen Fällen sind die  $a + b/x + c$ -Quotienten in den ausgebleichenen Blättern niedriger als in den grünen.

Aber nicht nur das Verhältnis der gelben zu den grünen Blattfarbstoffen, auch die  $a/b$ - und  $x/c$ -Quotienten sind erheblichen Veränderungen unterworfen. Aus der Literatur ist kein eindeutiger Hinweis darüber zu erhalten, auf welche Weise der Abbau vor allem bei den beiden Chlorophyllkomponenten vor sich geht.

Sehr häufig beobachtete man in ausbleichenden Blättern eine viel schnellere Zerstörung von Chlorophyll a als von Chlorophyll b. Auch alle Rohchlorophyllösungen, in denen die Farbstoffe von ihren Trägereiweißen getrennt sind, können das gleiche lehren. Zumeist wird ein solcher Abbau durch starkes Licht zusätzlich gesteigert und die  $a/b$ -Quotienten fallen dann noch schneller (SEYBOLD und EGLE 1938, NAGEL 1939, EGLE 1944, MUNDING 1952, SAGROMSKY 1954, 1956). Bei der herbstlichen Laubfärbung werden Chlorophyll a und b gleichmäßig schnell abgebaut, so daß der  $a/b$ -Quotient trotz des Ausbleichens konstant bleibt (SCHARFNAGEL 1931, RUDOLPH 1933, EGLE 1937 u.a.). Aber schließlich wurden auch Untersuchungen beschrieben, in denen ein schnelleres Verschwinden von Chlorophyll b beobachtet wurde (SEYBOLD und EGLE 1938, WALLACE und SCHWARTING 1954). Für den unterschiedlichen Ablauf läßt sich keine Begründung aus den Arbeiten ableiten; möglicherweise waren dazu die Versuchsbedingungen zu verschieden. Im allgemeinen herrscht bei allen Verfassern die Anschauung vor, das Licht sei die primäre Ursache der Chlorophyllzerstörung (vgl. EGLE 1944, MUNDING 1952, KANDLER und SCHÖFTZ 1956).

Bei unseren *lutescenz*-Mutanten war im Verlaufe der Entwicklung in allen Fällen ein Gelbwerden und Ausbleichen der Blätter mit bloßem Auge zu beobachten. Spektrophotometrisch konnte eine Pigmentabnahme, im Chromatogramm zuweilen auch eine größere Menge Phäophytins und unbekannter Abbauprodukte festgestellt werden.

Die Ergebnisse, zu denen unsere Untersuchungen führten, sind besonders leicht an den *lutescens*-Typen V 24 und V 25 zu veranschaulichen (Tabelle 13 und 14). Bei V 24 nimmt der  $a/b$ -Quotient während des Vergilbens ab und das  $x/c$ -Verhältnis zu. Im schwachen Licht wird der Abbau gehemmt; die Pflanzen ergünen stärker und können dadurch eine ebenso große Pigmentmenge wie die Schattenkulturen der Normalform aufbauen. Bei V 25 hingegen wird das  $a/b$ -Verhältnis gegenüber der Normalform erhöht, der  $x/c$ -Quotient aber bleibt gleich. Dieser Defekt wird in Schattenkultur nicht aufgehoben. Daraus folgt, daß von den Vorgängen, die für den Pigmentabbau verantwortlich zu machen sind, die einen stärker lichtabhängig als die anderen sind.

Freilich sind nicht in allen Mutanten die lichtabhängigen und die lichtunabhängigen Abbauprozesse so klar zu trennen wie in diesen beiden Beispielen. Auch werden die Abbauprozesse z.T. noch zusätzlich von Veränderungen der Aufbaugeschwindigkeit der Pigmente überlagert, so daß die Abweichungen der Farbquotienten (vgl. Tabelle 18) nicht immer eindeutige Auskunft über die Ursachen der Veränderungen geben können. Zum Beispiel wurde in der

Tabelle 18. Zunahme (+) bzw. Abnahme (—) der Farbquotienten in Blattfarbmutanten von *Arabidopsis* in bezug auf die normalen Werte

| Veränderte Blattfärbung durch         | $\frac{a}{b}$ | $\frac{x}{c}$ | $\frac{a+b}{x+c}$ |
|---------------------------------------|---------------|---------------|-------------------|
| verzögertes Ergrünen . . . . .        | +             | +             | —                 |
| Ausbleichen { lichtabhängig . . . . . | —             | +             | —                 |
| { „nicht“ lichtabhängig . . . . .     | +             | =             | —                 |
| Schattenkultur . . . . .              | —             | +             | —                 |

*chlorina*-Mutante V 3 in den vergehenden Primärblättern, während sich an den Chloroplasten die erste Labilität der Granenstruktur bemerkbar machte, eine Zunahme des  $a/b$ -Verhältnisses gemessen. Im letzten Stadium des Ab-

sterbens, in dem die Chloroplasten stark vakuolisiert und degeneriert waren, war hingegen ein Abfall von  $a/b$  zu beobachten. Es scheint, als ob zuerst vor allem die lichtunabhängigen später aber auch lichtabhängige Faktoren in den Pigmentabbau eingreifen. — Ein anderes Beispiel ist die *lutescens*-Form V 26. Hier hatte die Beschattung nur einen sehr geringen, quantitativen Einfluß auf den Ausbleichungsprozeß. Dementsprechend war im ausgebleichten Zustand das  $a/b$ -Verhältnis niedriger, nicht aber wie bei V 24 der  $x/c$ -Quotient höher. Gleichzeitig war gegenüber den hellgrünen Keimlingen die erwachsene Rosette völlig normal grün gefärbt, so daß hier neben der Abbau- wohl auch die Aufbaugeschwindigkeit in ganz bestimmter Weise verändert sein muß. — An der *virescens*-Mutante V 18 ist eine solche Störung des gesamten Pigmentstoffwechsels noch anschaulicher ausgeprägt. Auf die starke Verzögerung im Pigmentaufbau wurde bereits hingewiesen (vgl. S. 231). In Schattenkulturen hat die Mutante aber überdies nicht wie die Normalform einen geringeren, sondern sogar einen höheren Pigmentgehalt und zudem ein bedeutend niedrigeres (fast normales)  $a/b$ -Verhältnis. Das bedeutet, daß zugleich mit dem gehemmten Aufbau die Pigmente dieser Mutante auch im Tageslicht ganz erheblich zersetzt werden.

Die ersten Experimente, um die Ursachen einer geringeren „Lichtechtheit“ der Chloroplastenpigmente in manchen Blättern zu klären, unternahmen BANDURSKI (1949) und DAVIS (1952). In der gleichen Weise haben FRANK und KENNEY (1955) über den Pigmentabbau in Maiskeimlingen gearbeitet. Sie infiltrierten die Blätter mit Zuckerlösungen und brachten sie anschließend ins Dunkle. Der übliche Pigmentschwund war dann über mehrere Tage hinweg stark gehemmt. Folglich scheinen Monosaccharide für eine Stabilisierung der Porphyrinproteine notwendig zu sein. Auch für die chemisch ähnlich gebaute Katalase ließen sich entsprechende Beziehungen an *albina*-Keimlingen von Gerste aufstellen (v. EULER 1951, APPLEMAN 1952 u. a.). Ein Abbau der Chloroplastenpigmente kann also durch Produkte der Photosynthese außerordentlich aufgehalten werden. Auch eigene Beobachtungen lassen sich hierzu anführen:

Sobald in den Blättern unserer Mutante V 18 ein bestimmter Chlorophyllgehalt erreicht ist und dementsprechend Assimilationsprodukte sicherlich in größerer Menge vorhanden sind, liegen auch die Pigmente in einer normalen Zusammensetzung vor. Bei anderen Blattfarbmутanten ist in allen Stadien der Farbänderung das Rippenumfeld intensiver grün gefärbt als die Interkostalzonen. Diesen Mustereffekt findet man in Formen mit verzögerter Farbstoffsynthese (V 18) wie auch bei rapidem Abbau (V 25). Auch daß sich bei vielen Blattfarbmутanten der Defekt an den jungen Blättern und zuweilen auch hier nur im ersten Entwicklungsstadium der Rosette in Gestalt einer „Gelbherzigkeit“ (V 19 bis 21) äußert, läßt sich in ähnlicher Weise mit der Assimilation der Pflanzen in Zusammenhang bringen. Genauer es darüber hoffen wir bald in begonnenen Untersuchungen zu erfahren. Dabei soll die erste Aufgabe sein, die Zerstörung der Chloroplastenpigmente durch das Licht gegenüber jenen Abbauprozessen abzugrenzen, die dem Anschein nach lichtunabhängig sind.

## II. Die Chloroplasten der Blattfarbmутanten

Die Zytologie der Blattfarbmутanten ist von GUSTAFSSON (1942) an Gerste SCHWARTZ (1949) an Mais und MALY (1951) an röntgenbestrahlten Farnprothallien recht eingehend bearbeitet worden. Die Verfasser beschreiben ausführlich die mannigfaltigen Veränderungen an den Chloroplasten, denen wir nur wenige neue Typen hinzufügen können. Darum sei auch im folgenden auf die Fragen nach

der Chloroplastenstruktur, zu deren Beantwortung solche Mutanten mit großem Vorteil herangezogen werden können, nicht so sehr abgehoben. Vielmehr soll unser Material, der eingangs gestellten Aufgabe gemäß, vor allem daraufhin untersucht werden, wieweit eine Veränderung der Chloroplastenstruktur die Pigmentsynthese und Wachstumsleistung der Pflanzen beeinträchtigen kann.

#### a) Anzahl und Größe der Chloroplasten

Aus allen Untersuchungen an Blattfarbmутanten, die bisher von höheren Pflanzen wie Mais, Gerste, *Antirrhinum* oder in dieser Arbeit von *Arabidopsis* bekannt wurden, läßt sich erkennen, daß man die Veränderungen in Anzahl und Größe der Chloroplasten nicht unabhängig von ihrer Struktur betrachten sollte. Zweifellos gibt es Mutanten, bei denen die Chloroplasten in Anzahl und Größe erheblich von der Norm abweichen. So ist z. B. bei bestimmten *albina*-Formen von Mais (SCHWARTZ 1949) oder *Arabidopsis* die Plastidengröße im Vergleich zur Normalform auf 10 % oder die Plastidenzahl mehr als 40 % herabgesunken. Aber in solchen Fällen ist stets auch der innere Aufbau der Chloroplasten stark verändert, so daß nicht getrennt werden kann, ob für den Defekt in der Mutante mehr die Anzahl und Größe oder die abweichende Struktur verantwortlich sind. Darum erscheint es uns wenig aufschlußreich, Pigmentproduktion und Wachstumsleistung auf die Chloroplastengröße zu beziehen (v. EULER et al. 1936, GUSTAFSSON 1942, SCHWARTZ 1949). Solch ein Vergleich ist nur bei einem unveränderten Feinbau der Chloroplasten berechtigt. Unter dieser Voraussetzung sind aber noch nirgends Abweichungen in Größe und Anzahl der Plastiden gefunden worden, die den Phänotypus der Pflanze merklich beeinträchtigt hätten. Bei *Arabidopsis* war lediglich in 2 Mutanten während der Chloroplastenentwicklung die Relation zwischen Teilungs- und Wachstumsrate verändert. In den Zellen der dunkelgrünen Mutante V 13 waren wenige und große, bei der *chlorina*-Mutante V 7 viele und kleine Chloroplasten vorhanden. Ob aber die phänotypische Veränderung dieser Pflanzen allein darauf zurückzuführen ist, läßt sich nicht völlig beurteilen.

In den Kotyledonen von *Arabidopsis* ist die Anzahl der Chloroplasten außerordentlich konstant auch dort, wo ihre Struktur stark verändert ist. Nur bei *albina*- und *xantha*-Formen ist die Anzahl um  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  der Normalform niedriger. Bei allen *viridis*-Mutanten hat es den Anschein, daß die Chloroplasten schon im Embryo zahlenmäßig weitgehend festgelegt sind und bei der Keimung nur noch heranzuwachsen brauchen. Durch die Nährstoffe aus dem Samen wird dieses Wachstum außerordentlich unterstützt, sofern nicht in der Mutante, wie z. B. bei manchen *xantha*-Formen (L 9 u. a.) die Fähigkeit blockiert wurde, diese Reserve überhaupt zu nutzen. In Rosettenblättern sind dementsprechend die Abweichungen in Zahl und Größe der Chloroplasten viel stärker ausgeprägt als in den Kotyledonen (z. B. V 1, V 2, V 16 oder V 20).

#### b) Die Struktur der Chloroplasten

Sehr viel einschneidender als alle Veränderungen, der Chloroplastenanzahl und -größe sind die ihre Struktur betreffenden. Die Chloroplasten von *Arabidopsis* haben in der Normalform eine regelmäßige *Granenstruktur*, wie das von den meisten

Blütenpflanzen bekannt ist (HEITZ 1936, WEIER 1936). Über die genetische Grundlage dieser Feinstruktur wissen wir noch wenig. MALY und WILD (1956) untersuchten Schecken von *Antirrhinum majus*, deren Chloroplasten auf Grund einer Plastommutation nur einige wenige, sehr große Granen besaßen. In drei von unseren Mutanten war eine sicherere monohybrid spaltende Differenz der Granengröße zu messen; bei zwei hellgrünen Mutanten, V 2 und V 11, waren die Granen kleiner, bei der dunkelgrünen V 14 größer als normal.

Daß die Granenstruktur auch durch mannigfache äußere Einflüsse stark verändert werden kann, wies ABEL (1956) erstmals nach. Schon HEITZ (1936) war es aufgefallen, daß die Granen in den Chloroplasten der Schwammparenchymzellen regelmäßig größer sind als die des Palisadenparenchyms. ABEL (1956) belichtete Blätter von *Antirrhinum majus* 25 Tage lang ausschließlich von unten und konnte danach messen, daß die Granen in den Chloroplasten der Schwammparenchymzellen jetzt kleiner und zahlreicher waren als die in den Palisadenplastiden. Wurden die Pflanzen wieder in normales Tageslicht zurückversetzt, so waren nach abermals 25 Tagen die ursprünglichen Verhältnisse wieder hergestellt. Chloroplasten, die relativ schwächer belichtet waren, hatten also stets weniger und größere Granen.

Diese phänotypische Veränderung, die ABEL (1956) durch Belichtung erzielte, ist bei unserer dunkelgrünen Mutante V 14 genotypisch fixiert; ihre Chloroplasten haben eine geringere Anzahl vergrößerter Granen. Überdies konnten wir feststellen, daß auch die Zusammensetzung der Pigmente von den normalen Werten abweicht und weitgehend den Verhältnissen von Schattenblättern gleicht. Die Mutation läßt sich also an der Normalform durch Schattenkultur phänokopieren. — Aber nicht nur das Licht, auch Stoffwechselfaktoren können offensichtlich den Feinbau der Chloroplasten beeinflussen. Bei der Mutante V 19 war zu dem Zeitpunkt, in dem sich das mutierte Gen erstmals in der beschriebenen „Gelbherzigkeit“ zu erkennen gab, eine auffallende Veränderung der Chloroplastenstruktur in den Kotyledonen zu beobachten, die von den Blattrippen ihren Ausgang nahm. Den Chloroplasten saßen außen lipophile Tröpfchen auf; ihre Granen waren gleichzeitig kleiner und zahlreicher geworden. Es ist denkbar, daß Stoffwechselprodukte vom Ort des primären Defekts, also den ersten Laubblättern, durch das Leitgewebe in die Kotyledonen transportiert werden und hier Schädigungen verursachen. Wenn die Primärblätter ergrünen, normalisiert sich auch in den Kotyledonen die Chloroplastenstruktur, ohne daß hier der Pigmentschwund jedoch völlig wieder rückgängig gemacht werden könnte.

Abgesehen von diesen Variationsmöglichkeiten der Granenanzahl und -größe, über deren Bedeutung für das Pflanzenwachstum wir noch wenig wissen, haben alle Abweichungen, die die Granenform betreffen, gewichtigeren Einfluß. Auf dreierlei Weise kann der innere Aufbau der Plastiden verändert werden (ZIRKLE 1929), durch:

1. einen verzögerten Entwicklungsablauf;
2. ein vollständiges Blockieren der Entwicklung, und
3. ein Aufhören der Entwicklung und nachfolgende Degeneration.

Es lassen sich bei *Arabidopsis*, wie es in einem ähnlich umfangreichen Material bisher nur an Mais (SCHWARTZ 1949) und Gerste (GUSTAFSSON 1942) geschah, bestimmten Blattfarbmутanten ganz charakteristische Plastidentypen zuordnen:

1. Der extrem verzögerten Pigmentbildung in der *virescens*-Mutante V 18 entspricht eine außerordentlich *langsame Entwicklung* ihrer Chloroplasten. Dabei scheint die Farbstoffsynthese stärker verzögert zu sein als das Größenwachstum

der Chloroplasten. Es ließ sich folglich an ziemlich großen Chloroplasten die Einlagerung der Pigmente verfolgen, die normalerweise auf einer Entwicklungsstufe abläuft, die kaum eine genauere Beobachtung zuläßt. Man konnte klar erkennen, daß die lipophilen, mit Rhodamin B färbbaren Anteile im Chloroplasten nicht von Anfang an in Granenform vorliegen, sondern sicherlich zuerst stärker im Stroma verteilt sind. In unseren Präparaten hatten solche Plastiden ein „wabiges“ Aussehen, wie es auch FREY-WYSSLING et al. (1955) an chlorotischen Pflanzen und STRUGGER (1956b) an albicaten Plastiden von *Aspidistra* beschreiben. Erst allmählich, offensichtlich zugleich mit einer Substanzvermehrung in den „Ecken der Waben“, differenzieren sich einzelne voneinander getrennte Granen, wodurch das Stroma farblos wird. Somit besteht eine auffällige Ähnlichkeit zur Entwicklung des Primärgranums in Proplastiden, wie sie HEITZ und MALY (1953) darstellten (vgl. dagegen allerdings die überzeugenden Bilder von STRUGGER und PERNER 1956). Nach ihrer Meinung folgt normalerweise die Ausbildung des Granums einem Stadium mit homogener Fluoreszenz. Ob in unserer Mutante die beschriebene Entwicklungshemmung durch eine mangelhafte Chlorophyllsynthese bedingt ist, oder ob bereits der Aufbau des spezifischen Lipoproteids, an welches das Chlorophyll gebunden wird, verzögert ist, bleibt in diesem Zusammenhange nebensächlich. Wichtig ist nur, daß in den Chloroplasten dieser Mutante die typische Granenstruktur nicht von Anfang an vorhanden ist und sich offenbar erst dann herausbildet, wenn bereits eine gewisse Menge von Chloroplastenpigmenten vorhanden ist.

Einen im Grunde ganz ähnlichen Typus wie V 18 stellt die *virescens*-Mutante L 4 dar. Der einzige Unterschied scheint darin zu liegen, daß hier die Verzögerung in der Entwicklung des Pigmentapparates das erträgliche Maß überschritten hat. Solche *virescens*-Formen, die absterben, weil sie zu langsam ergrünen, erwähnen auch ÅKERMAN (1922) vom Hafer oder SCHWARTZ (1949) vom Mais.

2. Wird durch eine Mutation die *Entwicklung der Chloroplasten vollständig unterbunden*, so beginnen sie in der Regel sehr bald zu degenerieren. Nur in der *albina*-Mutante L 1 ließen sich die Plastiden noch etwa in dem Zustand untersuchen, von dem aus die weitere Entwicklung genetisch blockiert ist. Solange noch reichlich Reservestoffe in den Zellen vorhanden sind, haben sie die typische Gestalt von Proplastiden, wie STRUGGER (1953) sie beschreibt: ein stark gefärbtes, primäres Granum, eingelagert in ein schwach amöboides Stroma. Daß die Plastidenentwicklung in Mutanten auf diesem ersten Entwicklungsstadium stehen bleiben kann, wurde auch schon von RANDOLPH (1922) beschrieben. In solchen Fällen ist also eindeutig, daß die Blattfarbmutanten primär durch eine morphologische Veränderung an den Plastiden zustande kommen, wodurch dann sekundär die abweichende Ausfärbung der Blätter bedingt ist. Bei der folgenden Gruppe von Mutanten ist es schwieriger bzw. überhaupt nicht zu entscheiden, ob ein bestimmter Farbstoffgehalt die Folge einer abweichenden Chloroplastenstruktur ist oder ob sich eine primäre Hemmung der Pigmentsynthese auf den Feinbau der Plastiden auswirkt.

3. *Auf eine Unterbrechung der normalen Plastidenentwicklung folgt meistens sehr bald ihre Degeneration.*

In umfangreichen Untersuchungen hat die Zytopathologie die Bedingungen derartiger Veränderungen an den Chloroplasten zu erfassen und experimentell zu analysieren versucht

(vgl. die Monographie von KÜSTER 1937 oder auch LÄRZ 1942, BAUER 1942, SCHMIDT 1951). Nach ihren Erfahrungen über die außerordentliche Labilität der Chloroplastenstruktur war in der vorliegenden Untersuchung eine besondere Sorgfalt angezeigt, alle Präparations-effekte auszuschalten, um nur die genetisch bedingten Veränderungen zu erfassen. Darum achteten wir bei den Lebenduntersuchungen der Blätter vor allem auf eine exakte Isotonie der infiltrierten Saccharoselösungen. Bei fixierten Präparaten wurde besonderer Wert auf eine möglichst gute Übereinstimmung mit den lebenden gelegt. Nur deshalb glauben wir uns berechtigt, die verschiedenen Abweichungen als direkte Folge der Mutation zu beschreiben.

Als erstes Anzeichen einer beginnenden Degeneration normal strukturierter Chloroplasten findet sich häufig ein reihenweises Umkippen der Granen aus ihren Trägerlamellen. Das zytologische Bild dieser ungeordneten Granenstruktur ist an pathologisch veränderten Chloroplasten schon lange bekannt und wurde erstmalig von HEITZ (1936) in dieser Weise gedeutet. In unseren Mutanten tritt eine solche „labile“ Granenanordnung stets in Verbindung mit anderen Veränderungen an den Chloroplasten auf, entweder bei der dunkelgrünen V 13 mit einer extremen Plastidengröße, bei der ebenfalls dunkelgrünen V 15 mit einem Übermaß an Pigmenten, bei der gelbherzigen V 20 mit einer verzögerten Chlorophyllsynthese in den jüngsten Blättern oder bei den *lutescens*-Formen V 24 bis V 26 als Anfang von Vakuolisationsvorgängen und Pigmentabbau. Obwohl dieser Defekt oft experimentell ausgelöst oder auch als unbeabsichtigtes Artefakt beobachtet wurde, steht der Nachweis, wie er zustande kommt, noch aus. Wie z. B. unsere Mutante V 25 (8/145) beweist, ist die Labilität der Granenstruktur unter Umständen vollständig reversibel.

Wohl nur eine quantitative Verstärkung des gleichen Prinzips ist eine Veränderung, die die Zytopathologen als „Streifigwerden“ bezeichnen und die, wenn sie ein größeres Ausmaß annimmt, nicht mehr reversibel ist. Solche Plastiden gehen also früher oder später zugrunde. In ihnen sind die zarten Lamellen von submikroskopischer Dimension zu mikroskopisch sichtbaren Schichten verschmolzen, und gleichzeitig scheinen sich die Granen flächenhaft ausgedehnt zu haben. Dadurch sieht man im optischen Querschnitt gleichmäßig fädige Strukturen. Dazwischen liegen größere ungefärbte Stellen, die aber nicht den Eindruck von Vakuolen machen, sondern nur durch das Zusammenrücken der Lamellen entstanden sind. — Diese Streifung kann schon an den Chloroplasten der Keimlinge ausgeprägt sein (L 15), auch bei relativ normalem Pigmentgehalt geht dann die ganze Pflanze zugrunde. Sie kann sich aber auch erst in einem späteren Entwicklungsstadium und nur in bestimmten Zellen manifestieren, so daß sich die Pflanzen erhalten können. Bei der *lutescens*-Form V 24 ist ein Anfang dieses Streifigwerdens zugleich mit dem Ausbleichen in den Interkostalfeldern zu beobachten. Doch wird dieser Strukturzerfall hier nach einem plötzlichen Beginn bald wieder abgestoppt. Dadurch bleiben die Granen in den Chloroplasten noch weitgehend erhalten. Nur an einzelnen Stellen sind sie zusammengelaufen und die Lamellen verschmolzen. Mit LÄRZ (1942) möchten wir die Chloroplasten in solchen Frühstadien der Degeneration mit der Bezeichnung „aufgeblättert“ beschreiben.

Ein ähnlicher Vorgang wie dem Streifigwerden liegt wohl auch dem folgenden Prozeß zugrunde. In der gelbherzigen Mutante V 19 fanden wir, daß in den frühesten Entwicklungsstadien der Primärblätter die *färbare Substanz* der Plastiden

in ganz extremer Weise zu wenigen Würsten oder, um in einem anderen Bilde zu reden, „geldrollenförmig“ *zusammengeballt* ist. Spätere Stadien zeigten eine größere Anzahl von „Geldrollen“ und schließlich leiteten grobe Klumpen zu einer normalen Granenstruktur der Chloroplasten über. Wie diese Serie zu verstehen ist, ist nicht ganz deutlich, die Untersuchungen darüber sind noch nicht abgeschlossen. Wir halten es für unwahrscheinlich, daß sich die „Geldrollen“ im Verlaufe der Entwicklung in einzelne Granen aufteilen, daß sich die stark veränderten Chloroplasten überhaupt weiter entwickeln können. Es ist eher denkbar, daß wenigstens die extremen Stadien Endzustände einer fehlgeleiteten Entwicklung darstellen. Diese betrifft hier im Gegensatz zu allen anderen von unseren Mutanten offensichtlich nur einen Teil der Plastiden in jeder Zelle. Dadurch können später, wenn mit fortschreitendem Wachstum die Blättchen ergrünen, aus unveränderten Proplastiden noch regulär strukturierte Chloroplasten entstehen. Die geringe Anzahl der normalen Chloroplasten in älteren Blättern spricht für diese Deutung. Im ausgewachsenen Zustand sind in den Zellen keine degenerierten Chloroplasten mehr anzutreffen; sie wurden wohl vom umgebenden Zytosplasma allmählich resorbiert.

Weiterhin fällt an dieser Mutante auf, daß mit den morphologischen Mißbildungen in den Chloroplasten eine für unsere Erfahrungen (vgl. S. 211) völlig ungewohnte Pigmentzusammensetzung einhergeht. Es sind nämlich bei einem insgesamt niedrigeren Pigmentgehalt die Chlorophylle im Verhältnis zu den Carotinoiden stark vermindert, ohne daß der *a/b*-Quotient vom normalen Wert abweicht!

An dieser Stelle sei auch die gelblichgrüne Mutante L 13 erwähnt, in deren Plastiden sich ähnlich auffällige Veränderungen der Granensubstanz erkennen lassen. WEIER (1936) behandelte Plastiden aus Runkelrübenblättern mit 10%igem Dioxan. Dadurch wurden die Granen an einer Seite der Chloroplasten zusammengeballt und das farblose Stroma blieb „in normaler Gestalt“ zurück. Ähnlich liegen auch bei L 13 die Granen in den Chloroplasten in mehr oder weniger dichten Klumpen zusammen. Dennoch haben die 10 Tage alten Keimlinge noch beträchtliche Mengen von Chloroplastenfarbstoffen synthetisieren können. Wie weit dieses allerdings geschieht, bevor die zytologische Veränderung ein größeres Ausmaß annimmt, ist wiederum schwer zu entscheiden. Auch muß in weiteren Untersuchungen noch geprüft werden, ob sich mit dieser Mutante nicht auch Rückschlüsse auf die Natur des „Peristromiums“, der *peripheren Stromaplasmahülle*, die STRUGGER (1956a) an normalen Chloroplasten beschreibt, ziehen lassen.

Eine andere Degenerationserscheinung macht sich in der Ausbildung typischer *Vakuolen* bemerkbar.

MALY (1951) beschreibt sie an strahleninduzierten, abweichend gestalteten Chloroplasten von Farnprothallen, BERGDOLT (1955) an *Dieffenbachien* und SCHÖTZ (1955) an panaschierten *Oenotheren*, die STUBBE und v. WETTSTEIN (1955) auch elektronenoptisch untersuchten. BAUER (1942) und SCHMIDT (1951) konnten solche Veränderungen durch Alkaloidbehandlung experimentell auslösen. Nach allen bisherigen Befunden hängt die Vakuolenbildung unmittelbar mit der Assimilation zusammen und ist wohl durch eine Hemmung der Diffusion des Assimilatzuckers durch die Plastidengrenzschicht bedingt. LÄRZ (1942) fand nämlich nach Alkaloidwirkung bei Belichtung eine Zunahme der Vakuolengröße, HANSEN (1947), einen Rückgang, wenn die belichteten Blätter in Leitungswasser überführt und im Dunkeln aufbewahrt wurden. SCHMIDT (1951) maß eine Abhängigkeit des osmotischen Wertes der Plastidenvakuolen von der Belichtungszeit (Zunahme bis auf 1,2 mol). Es ist verständlich, daß auf diese Weise durch die semipermeable Chloroplastenmembran dem umgebenden

Plasma osmotisch Wasser entzogen werden kann. In den Chloroplasten unserer Mutanten (vgl. Abb. 22b) sammelt es sich häufig in zahlreichen, kleineren Vakuolen. Diese Verteilung ist nur so zu erklären, daß auch innere, semipermeable Schichten bestehen, die vielleicht die „vacuole amylogene“ von MAIGE (1933) begrenzen (vgl. auch YASUI 1949, MALY 1951). Wenn aber diese Vorstellung vom Zusammenhang der Vakuolenbildung mit der Assimilation zu Recht besteht, müssen sich auch an unseren Mutanten Belege dafür erbringen lassen, müssen z.B. Assimilation und Zerstörung der Chloroplastenstruktur parallel gehen. Es besagt in dieser Hinsicht wenig, daß Schattenkulturen in der *lutescens*-Mutante V 25 Vakuolisierung und enzymatischen Pigmentabbau nicht hindern können. Hier kann nur ein Versuch beweiskräftig sein, in dem durch Dunkelheit, tiefe Temperaturen oder Narkotika die Assimilation vollständig gehemmt wird. In solchen Experimenten konnte LÄRZ (1942) für *Helodea densa* beweisen, daß dann auch die Vakuolisierung unterbleibt.

In einigen unserer *xantha*-Formen konnte vor der Vakuolenbildung ein wabiger Feinbau der Chloroplasten nachgewiesen werden; zugleich waren auch gewisse Mengen von Chlorophyll vorhanden. Wenn man die These voraussetzt, daß Vakuolisierung und Assimilation korreliert sind, müßten die Chloroplasten auch schon mit dieser wabenartigen Struktur funktionsfähig sein. Dies zu beweisen, wäre bezüglich einer physiologischen Deutung der normalen Granenstruktur besonders aufschlußreich.

Bisher liegen Assimilationsmessungen nur an abnorm strukturierten Chloroplasten vor, die normal differenzierte Granen besaßen (SCHÖTZ 1955). Durch eine Vakuolisierung geringeren Ausmaßes wird hier die photosynthetische Leistung der Chloroplasten nicht wesentlich beeinträchtigt. Es muß allerdings diesen Überlegungen hinzugefügt werden, daß möglicherweise auch noch andere Ursachen für die Vakuolisierung der Chloroplasten vorhanden sein können. Ob z.B. die Chloroplasten in der *albina*-Mutante L 2 in einem derart frühen Entwicklungsstadium assimilieren können, in dem hier die Vakuolisierung schon einsetzt, ist mehr als fraglich.

Die Plastidenstruktur der cremefarbenen *albina*-Formen ist ebenfalls schwer zu deuten. RANDOLPH (1922) und SCHWARTZ (1949) erwähnen bei Mais ähnliche Formen wie wir sie bei *Arabidopsis* fanden: unnormal aufgetriebene Bläschen mit kleinen, tiefgefärbten Einschlußkörpern, die Kernen mit einem dichtgefärbten Nukleolus gleichen. Auch MALY (1951) bildet solche Chloroplasten ab und beschreibt, daß die Plastiden durch Vakuolisierung stark aufgetrieben werden und sich die färbbare Substanz an der Oberfläche der Blasen inhomogen verteilt. SCHWARTZ (1949) bringt diese Klumpen mit der Plastidenentwicklung in Zusammenhang und glaubt, daß sie den jungen Plastiden normaler Pflanzen entsprechen. Er beschreibt, daß sie sich während ihres Wachstums mehr und mehr ausdehnen, bis sie schließlich die ganze Membran ausfüllen und nun den normalen Plastiden grüner Pflanzen gleichen.

Eine entsprechende Seriierung konnten wir an unserer *virescens*-Mutante L 4 vornehmen. In den basalen Abschnitten der Kotyledonen war ein kontinuierlicher Übergang von einer klumpigen Plastidenstruktur in eine wabige zu erkennen. An letztere wiederum schlossen sich Formen mit völlig typischem Granenbau an. Während sich aber die Veränderung der Wabenstruktur in normale Granen in der beschriebenen Weise als einfacher Differenzierungsvorgang auffassen läßt, ist mit dem Übergang zu den klumpigen Plastiden in der Kotyledonenspreite eindeutig eine Vakuolisierung verbunden. Auch konnte während der ganzen Lebenszeit der Keimlinge keine wesentliche Veränderung dieser Plastidenstruktur festgestellt werden. Die Verhältnisse beim Mais können also sicher nicht auf unser Objekt übertragen werden. Unsere Ergebnisse sprechen dafür, daß es sich bei den *albina*-Chloroplasten um Degenerationsprodukte einer (wabigen?) Struktur handelt, die zuvor den ganzen Plastiden erfüllte und an deren Zustandekommen Vakuolisierungsprozesse entscheidenden Anteil haben.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Pflanzen zwar eine gewisse Herabsetzung der Pigmentmenge ohne größeren Nachteil ertragen können, daß eine stärkere Abweichung von der regulären Plastidenstruktur aber außerordentlich und in der Regel letal schädigt, sofern sich nicht ein Teil der Chloroplasten in einer Pflanze einen normalen Feinbau erhalten konnte. Damit wird die entscheidende Bedeutung des inneren Baus der Chloroplasten für ihre Funktion nachdrücklich unterstrichen.

### III. Die Genetik der Blattfarbmутanten

#### a) Allgemeine Genetik der Blattfarbmутanten

WILLSTÄTTER und STOLL (1918) und viele andere Autoren haben zum Studium der Pigmentsynthese in den Blättern mit großem Erfolg *aurea*-Typen von Gehölzen herangezogen. Doch haben diese Formen neben manchen Vorteilen auch einen gewichtigen Nachteil: Über die genetische Grundlage der Blattpigmentsynthese können sie in der Regel keine befriedigende Auskunft geben. Darum wurde unter anderen vor allem von OEHLKERS (vgl. 1956) in neuerer Zeit immer wieder auf die Möglichkeit hingewiesen, physiologische oder entwicklungsge-schichtliche Abläufe mittels experimentell ausgelöster Mutationen zu studieren. Nach den ersten außerordentlichen Erfolgen an *Neurospora* (BEADLE und TATUM 1941 u. a.) hat inzwischen eine große Anzahl von Untersuchungen und schließlich auch die vorliegende These gerechtfertigt. Es bedarf lediglich einer Mutationsauslösung in etwas größerem Umfange, so fällt der Normalverlauf des interessierenden Prozesses gleichsam in einzelne Stufen auseinander, die jede einen Erbfaktor, im Idealfall einen biochemischen Syntheseschritt der Reaktionskette, handgreiflich machen.

An solchen strahleninduzierten wie auch an spontanen Mutanten wurden durch eingehendes Studium bestimmter Arten, z.B. Mais, Gerste, *Pisum* oder *Antirrhinum* für die normale Grünfärbung der Blätter eine große Anzahl vor allem dominanter Gene nachgewiesen. Auch bei *Arabidopsis* fanden wir 51 verschiedene, worin die sich auffällig hohe Mutationsrate der Blattfarbgene ausdrückt. Das Merkmal „grüne Blattfarbe“ ist also ein Musterbeispiel für Polygenie. Rezessivität in einem dieser Erbfaktoren verursacht fehlende oder mangelhafte Pigmentbildung und häufig gibt es mehrere Gene, die phänotypisch etwa denselben Effekt haben (z.B. V 10, V 12, L 3). Nicht selten bestimmen die Blattfarbgene außer den Chloroplastenpigmenten auch noch andere Merkmale, zeigen also Polyphänie (V 5, V 9, V 11, V 23 und andere).

Über 90% der mutierten Allele sind vollständig rezessiv gegenüber dem  $+$ -Allel. Die Spaltungsverhältnisse in Nachkommenschaften heterozygotischer Pflanzen (Tabellen 16 und 17) lassen allerdings bei den meisten Blattfarbmутanten eine zu geringe Anzahl an doppelt rezessiven Phänotypen erkennen.

An einem umfangreichen Sortiment strahleninduzierter Gerstenmutanten studierte GUSTAFSSON (1938, 1941, 1946, 1947a) die Ursachen dieses Rezessivenausfalls. Er fand in Übereinstimmung mit den Ergebnissen an vielen anderen Pflanzen (Mais, *Antirrhinum*, *Melandrium*, *Sorghum*, *Vicia faba* und anderen, vgl. GUSTAFSSON 1938) eine eindeutige Beziehung zum Typus der Farbmutation. Einen großen Ausfall an mutierten Phänotypen gab es vor allem in den Nachkommenschaften seiner *xantha*- und *viridis*-Formen. Nach einer eingehenden

zytologischen Untersuchung konnte GUSTAFSSON hierfür chromosomale Aberrationen verantwortlich machen, die eine Elimination der betroffenen Gonen verursachen. Im männlichen Geschlecht einer Pflanze äußerte sich das in einem entsprechenden Prozentsatz unausgebildeter Pollenkörner. Demgegenüber waren die Eizellen in der Regel voll lebensfähig, was GUSTAFSSON (1938) mit einer Gonenkonkurrenz zu erklären versucht. An unserem Material sind zytologische Analysen in Angriff genommen, aber noch nicht abgeschlossen. Vorerst können wir nur aus den morphologischen Erscheinungen (Tabelle 19) schließen, daß in den *xantha*- und *viridis*-Formen von *Arabidopsis* häufig in gleicher Weise Chromosomenmutationen stattgefunden haben, welche in der Folge die Spaltungsabweichungen bedingen. Ihr subletaler Einfluß macht sich anders als bei Gerste in geringem Maße auch in den Eizellen bemerkbar. In einer der dunkleren Mutanten (V 15) waren offenbar ebenfalls zytologische Ursachen die Grundlage eines Rezessivenausfalls.

Tabelle 19. *Abweichende Spaltungszahlen bei Blattfarbmутanten durch gonische Sterilität der Heterozygoten und embryonale Letalität*

| Heterozygote von        |               | Spaltung<br>(normal:<br>mutiert) | Re-<br>zessiven-<br>ausfall<br>in %<br>der Er-<br>wartung<br>(F <sub>2</sub> bis F <sub>5</sub> ) | Taube<br>Pollen-<br>körner<br><br>% | Fehlstellen<br>in den<br>Schoten<br><br>% | Taube<br>Samen<br><br>% | Keim-<br>fähigkeit<br>voll aus-<br>gebildeter<br>„spalten-<br>der“<br>Samen<br>% |
|-------------------------|---------------|----------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------------|-------------------------|----------------------------------------------------------------------------------|
| albina:                 | L 2 (8/97)    | 1690:314                         | 37                                                                                                | 5,3                                 | 3,5                                       | 3,6                     | 82,7                                                                             |
|                         | L 3 (16/1)    | 1070:248                         | 25                                                                                                | 3,4                                 | 1,9                                       | 7,2                     | 84,8                                                                             |
|                         | L 3 (16/123)  | 713:141                          | 34                                                                                                | 2,2                                 | 2,4                                       | 5,1                     | 88,5                                                                             |
|                         | L 3 (16/19)   | 1619:102                         | 76                                                                                                | 4,7                                 | 2,7                                       | 2,1                     | 81,3                                                                             |
| <i>xantha</i> :         | L 5 (16/26)   | 1064:259                         | 22                                                                                                | 26,8                                | 1,8                                       | 4,7                     | 96,3                                                                             |
|                         | L 8 (24/15)   | 542:205                          | (—26)                                                                                             | 46,2                                | 4,3                                       | 2,5                     | 97,9                                                                             |
|                         | L 9 (8/97)    | 1305:314                         | 29                                                                                                | 37,5                                | 3,5                                       | 3,3                     | 98,5                                                                             |
| <i>viridis</i> :        | V 1 (16/169)  | 523:141                          | 15                                                                                                | 41,6                                | 8,4                                       | 6,1                     | 96,6                                                                             |
|                         | V 4 (8/149)   | 288:54                           | 38                                                                                                | 76,1                                | 14,7                                      | 3,9                     | 98,3                                                                             |
|                         | L 13 (16/140) | 816:201                          | 21                                                                                                | 41,7                                | 2,9                                       | 5,7                     | 94,7                                                                             |
|                         | V 6 (16/113)  | 286:98                           | 55                                                                                                | 67,3                                | 8,2                                       | 4,9                     | 99,1                                                                             |
|                         | L 15 (8/151)  | 421:93                           | 38                                                                                                | 54,3                                | 5,3                                       | 6,8                     | 98,4                                                                             |
|                         | V 7 (8/132)   | 467:108                          | 33                                                                                                | 43,8                                | 9,4                                       | 2,4                     | 97,7                                                                             |
|                         | V 3 (16/22)   | 286:56                           | 35                                                                                                | 44,7                                | 3,2                                       | 3,1                     | 96,9                                                                             |
|                         | V 22 (16/205) | 209:49                           | 25                                                                                                | 31,5                                | 2,7                                       | 4,5                     | 98,4                                                                             |
| dunkelgrün: V 15 (8/87) |               | 207:52                           | 20                                                                                                | 26,2                                | 4,1                                       | 3,3                     | 99,1                                                                             |
| Normalform              |               |                                  |                                                                                                   | 4,7                                 | 2,6                                       | 3,2                     | 98,6                                                                             |

Diese Erklärung fordert jedoch gleichsam auch die Möglichkeit eines Rezessivenüberschusses. Denn wenn Fragmentationen und Deletionen in homozygotischem Zustande das Absterben der Zellen bedingen, müssen sich im heterozygotischen Inversionen und reziproke Translokationen auswirken. In der Tat berichten GUSTAFSSON (1938) und neuerdings MOH und SMITH (1951) von einem solchen Überschuß an doppelt rezessiven Individuen bei verschiedenen Blattfarbmутanten. Auch unsere *xantha*-Mutante L 8 ist dafür ein Beispiel: in den Nachkommenschaften heterozygotischer Pflanzen treten 26% Mutanten mehr auf als erwartet; dementsprechend sind 46% aller Pollenkörner taub.

In den bisher untersuchten Fällen (vgl. die zit. Arbeiten von GUSTAFSSON) fehlte eine derartige chromosomal bedingte Gametenelimination in allen *albina*-Typen. Im scheinbaren Gegensatz dazu bestand bei unseren Mutanten auch in diesen Formen ein größeres Defizit an Rezessiven (vgl. Tabelle 19: L 2 und L 3). An den heterozygotischen Elternpflanzen war aber weder eine partielle gonische Sterilität noch auch in ihren Schoten ein größerer Anteil vorzeitig abgestorbener Embryonen zu bemerken. In Keimungsversuchen jedoch (Aussaat von je 100 Samen in der üblichen Weise auf Erde) liefen zwar die doppelt dominanten und heterozygoten Sämlinge in der erwarteten Anzahl (75%) auf, ein mehr oder weniger großer Prozentsatz der doppelt rezessiven Samen konnte aber unter den normalen Bedingungen nicht keimen. Diese „embryonale Subletalität“ war also die Ursache des Rezessivendefizits bei unseren *albina*-Mutanten.

### b) Spezielle Genetik der Blattfarbmутanten

Mit dem Versuch, die abweichenden Spaltungszahlen bei Blattfarbmутanten zu erklären, haben wir Probleme aufgeworfen, die bereits in das Gebiet der „speziellen Genetik“ (OEHLKERS 1956) hineinreichen, in jenen Teil der Entwicklungsphysiologie, der nach den „inneren Bedingungen“ (KLEBS 1896) und Zusammenhängen der Ontogenie eines Individuums fragt. In dieser Hinsicht konnten die vorliegenden Untersuchungen nur ein Anfang sein, der jedoch einiges Grundsätzliche über die Wirkungsweise der Blattfarbgene bei unseren *Arabidopsis*-Mutanten schon erkennen läßt.

Bei der Beurteilung von „Chlorophyllmutanten“ dachte man lange Zeit nur an eine Störung der Chlorophyllsynthese. Erst neuerdings wurde den Tatsachen mehr Beachtung geschenkt, die auf die ungemein komplexe Wirkungsweise dieser Erbfaktoren hinweisen. So machte WHITEAKER (1952) darauf aufmerksam, daß ein einziges Gen die Gesamtmenge des Chlorophylls reduzieren und dabei zugleich Chlorophyll b mehr als a vermindern kann. HOLM (1954) zeigte unter anderem die Abhängigkeit des Carotinoidgehaltes von den „Chlorophyllgenen“ und SCHWARTZ (1949) fand, daß bestimmten, farbabweichenden Phänotypen ganz eindeutig entsprechend strukturierte Chloroplasten zugeordnet werden können.

Dank der Vielzahl verschiedener Blattfarbmутanten ließ sich in unseren Untersuchungen herausstellen, daß es sich bei den meisten und allenfalls bei den häufiger mutierenden Blattfarbgenen nur in einzelnen Fällen um einen vollständigen, genetischen Block innerhalb der Synthesekette handelt. Solche Mutationen, wie sie GRANICK und Mitarbeiter (1948, 1950, 1953), CLAES (1954, 1956) u. a. fanden oder unsere Mutanten L 1—3, L 6 (RÖBBELEN 1956a) und L 10 (RÖBBELEN 1957b) darstellen, sind zumindest, wenn sie das Chlorophyll betreffen, stets letal. Sie sind für Physiologen und Biochemiker häufig besonders aufschlußreich. Die weitaus größere Anzahl der Blattfarbmутationen, jene Unzahl von *viridis*-, *chlorina*-, *argentea*-, *lutescens*- oder sonstigen Typen, induziert aber demgegenüber nur bestimmte quantitative Veränderungen im Pigmentgehalt der Blätter, deren physiologische Ursache noch kaum zu durchschauen ist. Sie greifen an irgendeiner Stelle in den Stoffwechsel der Pflanze ein und verändern in noch nicht faßbarer Weise das übliche Gleichgewicht von Aufbau und Abbau der einzelnen Pigmente. Darüber hinaus ist in einigen Mutanten zweifellos auch die abweichende Chloroplastenstruktur Ursache der mangelhaften Pigmentsynthese. Doch ist auch diese Beziehung im Grunde nur bei den Proplastiden in der *albina*-Mutante L 1 eindeutig herzustellen. In allen anderen Fällen muß die Frage vor-

erst offen bleiben, in welcher Weise ein abnormer Feinbau der Chloroplasten die Farbstoffsynthese alterieren bzw. umgekehrt eine abnorme Pigmentbildung auf die Anatomie der Plastiden einen Einfluß haben kann.

### c) Superdominanz und Heterosis

Wie erwähnt sind wenige Blattfarbmutationen, die bisher an den verschiedensten Pflanzen untersucht wurden, partiell oder gar vollständig dominant gegenüber der üblichen Grünfärbung. Zum Beispiel waren in unseren Blattfarbmutanten von 51 Faktoren, die auf die Blattfarbe einen Einfluß haben, nur einer vollständig und neun unvollständig dominant. In allen anderen Fällen wird in den Bastarden mit der Normalform die phänotypische Manifestation des mutierten Allels so vollkommen von dem  $+$ -Allel unterdrückt, daß es schwierig oder gänzlich unmöglich an den heterozygotischen Pflanzen aufzufinden ist. Doch ist die Dominanz der normalen Blattfärbung noch keineswegs das Extrem, das nicht überschritten werden könnte. So zog FISHER (1918) die Möglichkeit einer Superdominanz in Betracht, und HULL (1949) gebrauchte diesen Begriff für alle Fälle, in denen die Ausprägung eines bestimmten Merkmals im heterozygotischen Zustand beide Homozygoten übertrifft. Danach ist also Superdominanz ein Sonderfall monogen bedingter Heterosis. Im Verlauf der Studien an unseren Blattfarbmutanten erhielten wir einige Ergebnisse, die als recht eindeutige Beispiele von Superdominanz und Heterosis anzusehen sind.

Über die genetische Grundlage der Heterosis, der gesteigerten „Vitalität“ heterozygotischer Formen, gibt es seit längerem 2 Hypothesen. Die eine deutet die gesteigerte Wüchsigkeit als Kombinationswirkung verschiedener dominanter Produktivitäts- und Wachstums-gene, die aus den beiden Eltern in einem Bastard zusammentreffen (JONES 1917). Die zweite Theorie betrachtet die Heterozygotie selbst als Ursache für die Heterosis und zieht Wechselwirkungen zwischen den Allelen eines Locus zur Erklärung heran (EAST und HAYES 1912, SHULL 1948). Alle Beispiele von Superdominanz sind demnach dieser zweiten Hypothese unterzuordnen. — Die älteren Beobachtungen über monogen bedingte Heterosis stellten GUSTAFSSON (1946, 1947 b), HAGBERG (1952) und STUBBE (1953) zusammen. Die meisten Fälle betreffen Gene, die homozygotisch Letalität oder doch wenigstens eine reduzierte Vitalität bedingen. Im heterozygotischen Zustand aber sind die Pflanzen den Ausgangsformen überlegen. Hier luxurieren sie hinsichtlich ihrer vegetativen Entwicklung, Fröhreife, Größe der Pflanze oder einzelner Teile, Anzahl und Gewicht der Samen, Keimruhe und dergleichen. Doch liegt es wegen des quantitativen und polygenen Charakters fast aller dieser Merkmale auf der Hand, daß damit nicht eigentlich Fälle von Superdominanz beschrieben sind. Dieser Begriff sollte nur dann verwendet werden, wenn sich eine spezifische Eigenschaft im heterozygotischen Zustand des entsprechenden Erbfaktors stärker ausprägt als im homozygotischen (NYBOM 1950). Beispiele für Superdominanz in diesem Sinne sind bisher noch nicht häufig bei Pflanzen gefunden worden. Zum ersten Male wurde diese „Heterosis“ eines einzelnen Gens durch Untersuchungen von STUBBE und PIRSCHLE (1940) bekannt. Bei *Antirrhinum majus* erniedrigt ein bestimmtes Farbgen in den doppelt rezessiven Pflanzen den Chlorophyllgehalt um rund 20 % der Normalform, in den Bastarden hingegen erhöht es ihn um etwa den gleichen Betrag. Ähnliches fanden NYBOM (1950) bei Gerste und WRICKE (1955) bei *Arabidopsis*.

In unseren strahleninduzierten Blattfarbmutanten ließen sich nebeneinander beide Formen einer monogen bedingten Heterosis aufzeigen, einmal einige Fälle mit einer allgemeinen Steigerung der Vitalität, zum anderen aber auch 2 Beispiele für Superdominanz im eigentlichen Sinne. Wir wollen an dieser Stelle alle Versuche außer acht lassen, die neuerdings zur Klärung der entwicklungsphysiologischen Ursachen dieser Erscheinungen unternommen wurden. In den

Arbeiten von STUBBE (1953) und WRICKE (1955) findet man darüber einige Hinweise. Hingegen können auf Grund unseres umfangreicheren Ausgangsmaterials in der Tabelle 20 einige Befunde zusammengestellt werden, die für die Fragen nach der faktoriellen Grundlage der Heterosis von einigem Wert sein mögen.

Tabelle 20. *Monogen bedingte Heterosis bei Bastarden von Blattfarbmutanten mit der Normalform*  
(Die Zahlen in Klammern sind relative Werte in % der Normalform)

| Heterozygote von | Chlorophyllgehalt<br>(a + b)<br>30 Tage<br>alter Rosetten |                    | Vegetative Entwicklung                                       |                          |                    |                |            |          | Blüh-<br>beginn<br>(Tage<br>nach der<br>Aussaat) |
|------------------|-----------------------------------------------------------|--------------------|--------------------------------------------------------------|--------------------------|--------------------|----------------|------------|----------|--------------------------------------------------|
|                  |                                                           |                    | Größe der<br>10 Tage<br>alten Kotelonen,<br>Fläche<br>in mm² | Größe der Rosette        |                    |                |            |          |                                                  |
|                  |                                                           |                    |                                                              | 30 Tage nach der Aussaat |                    | bei Blühbeginn |            |          |                                                  |
|                  | Blattan-<br>zahl                                          | Blattfläche<br>cm² |                                                              | Blattan-<br>zahl         | Blattfläche<br>cm² |                |            |          |                                                  |
| L 3              | 2503 ± 39,8                                               | 0,001              | 4,13 (109)                                                   | 14,3 (116)               | 6,58 (121)         | 17,5 (124)     | 20,3 (126) | 42 (102) |                                                  |
| L 5              | 2286 ± 27,1                                               | > 0,05             | 5,21 (137)                                                   | 16,1 (131)               | 6,85 (126)         | 19,1 (135)     | 20,8 (129) | 40 (98)  |                                                  |
| L 16             | 2163 ± 12,6                                               | 0,05               | 3,78 (99)                                                    | 14,6 (110)               | 6,76 (124)         | 17,4 (123)     | 20,3 (126) | 39 (95)  |                                                  |
| V 4<br>(4/32)    | 2198 ± 20,4                                               | > 0,05             | 3,84 (101)                                                   | 12,7 (103)               | 6,24 (115)         | 16,3 (115)     | 18,8 (117) | 45 (110) |                                                  |
| V 6              | 2201 ± 31,4                                               | > 0,05             | 4,23 (111)                                                   | 12,7 (103)               | 6,16 (113)         | 14,2 (101)     | 18,4 (114) | 38 (92)  |                                                  |
| V 10<br>(24/16)  | 2486 ± 14,6                                               | 0,001              | 4,01 (105)                                                   | 12,5 (101)               | 5,92 (109)         | 15,3 (107)     | 18,0 (112) | 41 (100) |                                                  |
| V 20             | 2197 ± 38,4                                               | > 0,05             | 4,52 (118)                                                   | 13,2 (107)               | 6,49 (119)         | 16,1 (114)     | 19,9 (124) | 40 (98)  |                                                  |
| V 22             | 2346 ± 27,5                                               | 0,04               | 4,72 (124)                                                   | 13,7 (111)               | 6,14 (113)         | 15,9 (113)     | 17,6 (109) | 37 (90)  |                                                  |
| V 27             | 2298 ± 49,1                                               | > 0,05             | 5,16 (136)                                                   | 13,1 (106)               | 7,56 (139)         | 16,6 (118)     | 23,4 (145) | 39 (95)  |                                                  |
| Normal-<br>form  | 2254 ± 18,6                                               |                    | 3,81 (100)                                                   | 12,3 (100)               | 5,44 (100)         | 14,1 (100)     | 16,1 (100) | 41 (100) |                                                  |

Als erstes erkennt man, daß von den 51 untersuchten Farbfaktoren 8 (= 15%) statistisch gesichert monogen bedingte Heterosis verursachen können. Vor allem die Größe der gesamten Blattfläche nach 30 Tagen bzw. am Ende der vegetativen Entwicklungsperiode gibt einen recht guten Anhaltspunkt für die allgemeine Vitalitätssteigerung der Bastarde. Damit können wir zum ersten Male eine Vorstellung davon vermitteln, welch erheblichen Umfang dieses Phänomen bereits in einem kleinen Ausschnitt des Gesamtgenotyps einer Pflanze, wie ihn die Blattfarbgene darstellen, besitzt.

Darüber hinaus ist in 2 Mutanten (L 3 und V 10) auch eine klare Superdominanz des Farbfaktors zahlenmäßig zu belegen. Aber nicht nur der Farbstoffgehalt ist in diesen Bastarden erhöht. Auch andere Wachstumsfaktoren haben eine Steigerung erfahren, die nicht ohne weiteres mit der Pigmentvermehrung in einen ursächlichen Zusammenhang gebracht werden kann.

Weiterhin zeigt die Tabelle 20, daß bei einigen der untersuchten Allele bestimmte Merkmale in den Heterozygoten überlegen, andere hingegen unterlegen sind. Bei V 20 ist z.B. die vegetative Entwicklung der Rosette gefördert, der Samen-ertrag aber merklich verringert. Auf ähnliche Beispiele macht unter anderen auch HAGBERG (1952) an *Galeopsis*-Kreuzungen aufmerksam.

Eine letzte Beobachtung bezieht sich auf die Tatsache, daß monogen bedingtes Luxurieren der Bastarde in gleicher Weise bei allen Typen von Blattfarbmutanten vorkommen kann. Es war bei letalen oder stärker in ihrer Vitalität geschädigten nicht häufiger festzustellen, als bei phänotypisch schwächer veränderten Formen.

Demgegenüber wurde in der älteren Literatur vor allem den *albina*-Faktoren eine besondere Bedeutung bei der Auslösung von Heterosis beigemessen. Ob nun *Arabidopsis* eine Ausnahme von einer solchen Regel darstellt oder die Erfahrung anderer Autoren dadurch zustande kam, daß eine Heterosis bei Letalfaktoren noch erstaunlicher und vielleicht darum auffälliger ist, bleibe dahingestellt. Doch sind wir geneigt, die Fähigkeit, Heterosis auszulösen, als eine spezifische Eigenschaft bestimmter Gene anzusehen, die von ihrem „Hauptdefekt“. in diesem Falle der Arf der Farbmутation unabhängig ist.

In den Beispielen von (echter!) Superdominanz ist ohne weiteres einsichtig, daß sich entsprechend EAST und HAYES (1912) die fördernde Wirkung einer Heterozygotie auf ganz bestimmte Allelenpaare beschränkt. Schwieriger ist die monogen bedingte Heterosis dort zu verstehen, wo sie sich in einer allgemeinen Steigerung der vegetativen Entwicklung der Pflanzen anzeigt. Nach der Heterozygotiehypothese müßten in diesen Fällen die mannigfachen Veränderungen an den verschiedensten Merkmalen auf eine Polyphänie des einen, monohybrid spaltenden Gens zurückgeführt werden. HAGBERG (1952) z.B. erklärt auf dieser Basis, daß in seinen *Galeopsis*-Bastarden einige Eigenschaften stärker, andere schwächer heterotisch waren. Doch ist nicht ganz einfach vorstellbar, daß damit ein für eine allgemeinere Erklärung gültiges Prinzip gegeben ist. Darum führt wohl eine andere Betrachtungsweise weiter. GUSTAFSSON et al. (1950) kreuzten 2 Blattfarbmутanten von Gerste, deren mutierte Gene beide einzeln eine deutlich meßbare Heterosis induzieren konnten; in den dihybriden Bastarden war dann das Luxurieren gegenüber den Monohybriden verstärkt. JINKS (1955) kam mittels dialleler Kreuzungen bei den verschiedensten Pflanzen zu einer noch weitergehenden Feststellung. In keinem Falle fand er eine gesicherte monohybride Heterosis, ohne das gleichzeitig auch Wechselwirkungen nichtalleler Gene nachweisbar waren. Immer wenn die Kreuzungen mit eindeutig nichtalleler Genwechselwirkung ausgelassen wurden, führte das zu einem Abfall des Heterosis-effektes. In allen untersuchten Beispielen reichten monogene Ursachen allein zur Erklärung der luxurierenden Bastarde nicht aus. Diese Feststellung müssen wir nach unseren Erfahrungen an *Arabidopsis* selbst in den beiden klaren Fällen von Superdominanz voll unterstreichen. Damit verwischen sich aber die Unterschiede, die bisher zwischen den klassischen Hypothesen einer komplementären Polygenie einerseits und einer Heterozygotie andererseits bestanden. Die Theorie von EAST (1936), daß bei einer Heterosis eine Additionswirkung quantitativer Gene bestehe, von denen viele, ähnlich gerichtete ein bestimmtes Merkmal beeinflussen, ist somit bis heute für eine Erklärung der Heterosis die zweckmäßigste Grundlage.

Welche Bedeutung einer Heterozygotie in diesem Rahmen für die Heterosis zukommt, ist noch nicht zu beantworten. LEWIS (1954) meint im Zusammenhang mit eigenen Untersuchungen an Tomaten, daß die Heterosis vor allem bei Fremdbestäubern durch eine Heterozygotie, bei Selbstbestäubern hingegen häufiger durch eine Summierung von (dominanten) Genen zustande komme. Die bisher bekannten Fälle von Superdominanz, der eindeutigsten durch Heterozygotie bedingten Heterosis, wurden aber an *Antirrhinum*, Gerste und *Arabidopsis*, d.h. nur an weitgehend autogamen Arten festgestellt. Auch ist es schwer verständlich, warum gerade bei den xenogamen Formen, die doch normalerweise schon einen höheren Grad der Heterozygotie aufweisen, eben diese Heterozygotie die Ursache für eine (gelegentlich auftretende) Heterosis sein soll. Wenn überhaupt der Gegensatz zwischen Dominanz- und Heterozygotie-Hypothese noch größere Bedeutung hat (vgl. oben),

möchten wir entsprechend den hier diskutierten Ergebnissen eher den umgekehrten Fall postulieren, daß in den weitgehend homozygotischen Selbstbestäubern eine Heterozygotie und in den stark heterozygotischen Fremdbestäubern möglicherweise mehr eine Summierung von nichtallenen Genwirkungen für das Zustandekommen einer Heterosis Bedeutung hat.

### Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

Es wurden Entwicklung und Wachstumsleistung von 51 strahleninduzierten Blattfarbmutanten von *Arabidopsis thaliana* beschrieben und die morphologischen und physiologischen Veränderungen ihres Pigmentapparates untersucht. Dabei ergab sich:

1. Die Mindestmenge an Chloroplastenfarbstoffen, die zur Erhaltung der notwendigen Lebensfunktionen in Blattfarbmutanten von *Arabidopsis* ausreicht, liegt bei 2% der normalen Chlorophyllmenge und bei 6% des Gesamtpigments (Mutante V 18). Eine Reproduktionsfähigkeit ist hingegen an mindestens 30% des Chlorophyllgehalts normaler Blätter gebunden (V 1). Eine Vermehrung der Blattfarbstoffe um maximal 35% (V 15) hat keinen fördernden Einfluß auf die Wachstumsleistung.

2. Die Zusammensetzung der Chloroplastenfarbstoffe ist in den einzelnen Typen von Blattfarbmutanten außerordentlich verschieden. *Albina*-Formen können entweder überhaupt keine Blattpigmente oder, sofern sie cremeweiß sind, nur kleine Mengen von Carotinoiden ausbilden. In den *xantha*-Typen tritt erstmals neben den Carotinoiden auch ein geringer Chlorophyllmenge auf, die aber für eine Lebensfähigkeit noch nicht ausreicht. Erst in den *viridis*-Mutanten erhält das Verhältnis der Chlorophylle zu den Carotinoiden einen Wert, der ein Wachstum der Pflanzen ermöglicht.

3. Als besonders aufschlußreiche Formen wurden zwei letale *xantha*-Mutanten gefunden, von denen die eine rezessive (L 6) nur Protochlorophyll und kein Chlorophyll ausbilden kann und die andere dominante (L 10) in ihrer Synthese von Chlorophyll b blockiert ist.

4. Die normale „Konstanz“ der Farbquotienten  $a/b$ ,  $x/c$  und  $a + b/x + c$  in grünen Blättern ist Ausdruck eines Gleichgewichts im Aufbau und Abbau der einzelnen Farbstoffe. Einseitige Veränderungen in der Geschwindigkeit dieses Umbaus zeigen sich nicht nur in einem äußerlichen Farbwechsel der Blätter, sondern auch in entsprechend abweichenden Pigmentverhältnissen an. Die untersuchten Blattfarbmutanten geben Beispiele für eine verzögerte Bildung der Blattpigmente (V 18) und einen beschleunigten Abbau, der wiederum lichtunabhängig (V 25) oder lichtabhängig (V 24) sein kann.

5. Auch in „Schattenblättern“ werden die Farbquotienten in ganz bestimmter Weise modifiziert. In einer dunkleren Mutante (V 14) sind diese Veränderungen genotypisch bereits im normalen Tageslicht gegeben. Wie die Schattenkulturen der Normalform besitzt auch diese Mutante nur eine geringere Anzahl größerer Granen in ihren Chloroplasten. Die genetischen Veränderungen an der Mutante lassen sich also durch Schattenkultur der Normalform phänokopieren.

6. Größerer Einfluß als ein abweichender Gehalt an Blattfarbstoffen hat der Feinbau der Chloroplasten auf das Wachstum der Mutanten. Nur eine regelmäßige Granenstruktur gewährleistet die volle Entwicklung, stärkere Veränderungen an den Granen sind stets zumindest für die betroffenen Chloroplasten

letal. Variationen der Anzahl und Größe normal strukturierter Chloroplasten sind offensichtlich weniger bedeutungsvoll (V 13 und V 7).

7. Veränderungen der Chloroplastenstruktur, die lediglich die Granenzahl und -größe betreffen, sind in der Regel reversibel (V 19). Ein Feinbau, der von der regulären Granenform stärker abweicht, kann durch eine Verzögerung (V 18 und L 4) oder ein Blockieren der Entwicklung (L 1) und eine folgende Degeneration der Plastiden (die Mehrzahl aller Fälle) bedingt sein.

8. Die Ausbildung und Erhaltung der Chloroplastenpigmente ist von der Struktur der Chloroplasten unmittelbar abhängig und umgekehrt. Beide zusammen bestimmen die Entwicklungsleistung der Mutanten. Die hochgradige Polyphänie der Blattfarbgene findet damit ihre entwicklungsphysiologische Erklärung.

9. Die Mehrzahl aller Mutanten zeigt bei monohybridem Spaltungsverhältnis ein gesichertes Rezessivendefizit. Dieses beruht bei den *albina*-Formen auf einer ungenügenden Keimfähigkeit der doppelt rezessiven Samen; für *xantha*- und *viridis*-Mutanten ist die Vermutung berechtigt, daß chromosomale Defekte selektiv bestimmte Gametensorten eliminieren.

10. Neun Blattfarbfaktoren bedingen im heterozygotischen Zustand Heterosis, zwei von ihnen Superdominanz. Beide Phänomene sind unabhängig von der übrigen Wirkungsweise der Gene, also typisch polyphäne Eigenschaften einzelner Blattfarbmутanten.

### Literatur

- ABEL, B.: Über die Beeinflussung der Chloroplastenstruktur durch Licht bei *Antirrhinum majus* (haploid). *Naturwiss.* **43**, 136—137 (1956). — ÄKERMANN, A.: Untersuchungen über eine in direktem Sonnenlichte nicht lebensfähige Sippe von *Avena sativa*. *Hereditas* (Lund) **3**, 147—177 (1922). — APPLEMAN, D.: Catalase-chlorophyll relationship in barley seedlings. *Plant Physiol.* **27**, 613—621 (1952). — ARNASON, T. J., J. B. HARRINGTON and H. A. FRIESEN: Inheritance of variegation in barley. *Canad. J. Res.* **24**, 145—157 (1946). — BANDURSKI, R. S.: Synthesis of carotenoid pigments in detached bean leaves. *Bot. Gaz.* **111**, 95—109 (1949). — BARTELS, F.: Cytologische Studien an Leukoplasten unterirdischer Pflanzenorgane. *Planta* (Berl.) **45**, 426—454 (1955). — BAUER, A.: Beiträge zur Pigmentphysiologie der Blätter von Aurea-Varietäten. *Beitr. Biol. Pfl.* **32**, 403—426 (1956). — BAUER, L.: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Plastiden von Laubmoosen. *Flora* (Jena) **136**, 30—84 (1942). — Trennung der Karotinoide und Chlorophylle mit Hilfe der Papierchromatographie. *Naturwiss.* **39**, 88 (1952). — BAUR, E.: Untersuchungen über die Erbliehkeitsverhältnisse einernur in Bastardform lebensfähigen Sippe von *Antirrhinum majus*. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **25**, 442—454 (1907). — BEADLE, G. W., and E. L. TATUM: Genetic control of biochemical reactions in *Neurospora*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **27**, 499—506 (1941). — BECK, W. A.: Pigments formed in etiolated sunflowerseedlings. *Protoplasma* (Wien) **28**, 273—282 (1937). — BERGDOLT, B.: Anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen der Panaschierung und anderer Blattmuster bei Araceen. *Z. Bot.* **43**, 309—340 (1955). — BLAAUW-JANSEN, G., J. G. KOMEN and J. B. THOMAS: On the relation between the formation of assimilatory pigments and the rate of photosynthesis in etiolated oat seedlings. *Biochim. et Biophysica Acta* **5**, 179 (1950). — BODE, O.: Über Zusammenhänge zwischen CO<sub>2</sub>-Assimilation und Photoperiodismus bei *Kalanchoë Bloßfeldiana*. *Planta* (Berl.) **33**, 278—289 (1943). — BRIX, K.: Quantitative Untersuchungen an chlorophyllgedekten und normalen diploiden und tetraploiden Pflanzen. *Züchter* **25**, 246—252 (1955). — BUKATSCH, F.: Tagesschwankungen des Blattgrüngehalts alpinen Pflanzen. *Z. Naturwiss.* **5**, 263—272 (1939). — CLAES, H.: Analyse der biochemischen Synthesekette für Carotinoide mit Hilfe von *Chlorella*-Mutanten. *Z. Naturforsch.* **9b**, 461—470 (1954). — Biosynthese von Carotinoiden bei *Chlorella*. 2. Mitt. Tetrahydrolycopin und Lycopin. *Z. Naturforsch.* **11b**, 260—266 (1956). — CLAUS, H.: Der Blattfarbstoffgehalt in verschiedenen Licht-Dunkel-Rhythmen gezogener Keimpflanzen. *Z. Bot.* **42**, 215—245 (1954). — COMAR, C. L., and F. P. ZSCHEILE: Analysis of plant extracts

for chlorophyll a and b by a photoelectric spectrophotometric method. *Plant Physiol.* **17**, 198—209 (1942). — CORRENS, C.: Vererbungsversuche mit blaß(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. *Z. Vererbungslehre* **1**, 291—329 (1909). — Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen I. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. **34**, 585—610 (1919) (Ges. Abh. S. 968—988). — DAVIS, E. A.: Photosynthetic *Chlorella* mutants. *Amer. J. Bot.* **39**, 535—539 (1952). — DEMEREC, M.: Behaviour of chlorophyll in inheritance. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **3**, 80—86 (1935). — DIMROTH, K.: Über den Einfluß von Lösungsmitteln auf die Farbe organischer Verbindungen. *Marbg. Sitzgsber.* **76**, 3, 3 (1953). — DRAUTZ, R.: Über die Wirkung äußerer und innerer Faktoren bei der Kohlensäure-Assimilation. *Jb. wiss. Bot.* **82**, 171—232 (1935). — DRUMM, K.: Vergleichende Untersuchungen über Etiolement und Pigmentgehalt an chlorophylldefekten und normalen Sprossen von *Tradescantia albiflora* var. *albovittata*. *Planta* (Berl.) **46**, 92—112 (1955). — EAST, E. M.: Heterosis. *Genetics* **21**, 375—397 (1936). — EAST, E. M., and H. K. HAYES: Heterozygosis in evolution and in plant breeding. *U. S. Dept. Agricult. B. Plant Indust. Bull.* **243**, 58 (1912). — EGLE, K.: Zur Kenntnis des Lichtfeldes der Pflanze und der Blattfarbstoffe. *Planta* (Berl.) **26**, 546—583 (1937). — Über die Gültigkeit der Kundschen Regel bei Chlorophyllspektren. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. **1**, 19—30 (1939). — Untersuchungen über die Resistenz der Plastidenfarbstoffe. *Bot. Archiv* **45**, 93—148 (1944). — EMERSON, R. A.: The inheritance of certain forms of chlorophyll reduction in corn leaves. 25. Ann. Rep. Nebraska Exper. Stat., S. 89—105, 1912. — EULER, H. v.: Chlorophylldefekte Mutanten. Festschr. 200jährigem Bestehen der Akad. Wiss. Göttingen, math.-physik. Kl. I, S. 123—140, 1951. — EULER, H. v., u. B. BERGMANN: Chromatophoren-Degeneration in Laubblättern von chlorophylldefekten Gerstenmutanten. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **51**, 283—290 (1933). — EULER, H. v., B. BERGMANN, H. HELLSTRÖM u. D. BURSTRÖM: Konstanz des Chlorophyllgehalts und Chromatophorendegeneration chlorophyllmutierender Gerstensippen. *Hereditas* (Lund) **21**, 119—128 (1936). — EULER, H. v., u. H. HELLSTRÖM: Über die Bildung von Xanthophyll, Carotin und Chlorophyll in belichteten und unbelichteten Gerstenkeimlingen. *Z. physiol. Chem.* **183**, 177—183 (1929). — EVSTIGNEEV, V. B.: Über den Einfluß des Lösungsmittels auf das Absorptionsspektrum von Chlorophyll-Lösungen. *Biochemija* **17**, 559—562 (1952). — EYSTER, H. C.: Catalase activity in chloroplast pigment deficient types of corn. *Plant Physiol.* **25**, 630—638 (1950). — FISHER, R. A.: The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* **52**, 399—433 (1918). — FISHER, R. A., and F. YATES: Statistical tables for biological, agricultural and medical research. London 1949. — FLEISCHER, W. E.: The relation between chlorophyll content and rate of photosynthesis. *J. Gen. Physiol.* **18**, 573—597 (1935). — FRANK, S.: The relation between carotenoid and chlorophyll pigments in *avena* coleoptiles. *Arch. of Biochem.* **30**, 52—61 (1951). — FRANK, S., and A. L. KENNEY: Chlorophyll and carotenoid destruction in the absence of light in seedlings of *Zea mays* L. *Plant Physiol.* **30**, 413—418 (1955). — FREY-WYSSLING, A., F. RUCH u. X. BERGER: Monotrope Plastiden-Metamorphose. *Protoplasma* (Wien) **45**, 97—114 (1955). — GASSNER, G., u. G. GOEZE: Der Einfluß der Anzuchttemperatur auf Assimilation, Chlorophyllgehalt und Gropierung junger Getreideblätter. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **52**, 321—335 (1934). — GOODWIN, R. H., and O. H. v. OWENS: The formation of chlorophyll a in etiolated oat seedlings. *Plant Physiol.* **22**, 197—200 (1947). — GRANICK, S.: Magnesium protoporphyrin as a precursor of chlorophyll in *Chlorella*. *J. of Biol. Chem.* **175**, 333—342 (1938). — Magnesium vinyl pheoporphyrin  $a_5$ , another intermediate in the biological synthesis of chlorophyll. *J. of Biol. Chem.* **183**, 713—730 (1950). — GRANICK, S., and L. BOGORAD: Separation of porphyrins by counter-current distribution. *J. of Biol. Chem.* **202**, 781—792 (1953). — GRIFFITH, M., W. R. SISTROM, G. COHEN-BAZIRE and R. Y. STANIER: Function of carotenoids in photosynthesis. *Nature* (Lond.) **176**, 1211—1214 (1955). — GRÖNER, M. G.: Respiration of green and chlorophyll-deficient types of maize. *Amer. J. Bot.* **23**, 381—385 (1936). — GUSTAFSSON, Å.: Studies on the genetic basis of chlorophyll formation and the mechanism of induced mutating. *Hereditas* (Lund) **24**, 33—93 (1938). — The mutation system of the chlorophyll apparatus. *Lunds Univ. Årsskr. N.F.* **36**, 1—40 (1940). — Mutation experiments in barley. *Hereditas* (Lund) **27**, 225—242 (1941). — The plastid development in various types of chlorophyll mutations. *Hereditas* (Lund) **28**, 483—492 (1942). — The effect of heterozygosity on variability and vigour. *Hereditas* (Lund) **32**, 263—286 (1946). — Mutations in agricultural plants. *Hereditas* (Lund) **33**, 1—100 (1947 a). — The advantageous effect of dele-

terious mutations. Hereditas (Lund) **33**, 573—575 (1947 b). — GUSTAFSSON, Å., and J. MACKEY: The genetical effects of mustard gas substances and neutrons. Hereditas (Lund) **34**, 371—386 (1948). — GUSTAFSSON, Å., N. NYBOM and U. v. WETTSTEIN: Chlorophyll factors and heterosis in barley. Hereditas (Lund) **36**, 383—392 (1950). — HAGER, A.: Chloroplasten-Farbstoffe, ihre papierchromatographische Trennung und ihre Veränderungen durch Außenfaktoren. Z. Naturforsch. **10b**, 310—312 (1955). — HAGBERG, A.: Heterosis in  $F_1$  combinations in *Galeopsis*. I und II. Hereditas (Lund) **38**, 33—82 und 221—245 (1952). — HALLQUIST, C.: Change of dominance in different genic environments. Hereditas (Lund) **39**, 236—240 (1953). — HANSEN, E.: Untersuchungen über die Einwirkung von Alkaloiden und einigen Anaesthetica auf die Pflanzenzelle. Diss. Techn. Hochschule Hannover 1947. — HARRIS, D. G., and F. P. ZSCHEILE: Effects of solvent upon absorption spectra of chlorophylls a and b; their ultraviolet absorption spectra in ether solution. Bot. Gaz. **104**, 515—527 (1943). — HEIERLE, E.: Blattfarbstoffuntersuchungen an einer grün- und gelbblättrigen Tabak-Varietät. Ber. schweiz. bot. Ges. **44**, 17—86 (1935). — HEITZ, E.: Gerichtete Chlorophyllscheiben als strukturelle Assimilationseinheiten der Chloroplasten. Ber. dtsh. bot. Ges. **54**, 362—368 (1936). — HEITZ, E., u. R. MALY: Zur Frage der Herkunft der Grana. Z. Naturforsch. **8b**, 243—249 (1953). — HENRICI, M.: The chlorophyll content of grasses in Bechuanaland. Un. S. Africa, Dept. Agricult. Vet. Educ. Res. **12**, 259 bis 270 (1926). — HIGHKIN, H. R.: Chlorophyll studies on barley mutants. Plant Physiol. **25**, 294—306 (1950). — HOLM, G.: Chlorophyll mutations in barley. Acta agricult. scand. **4**, 457—471 (1954). — HULL, F. H.: Tests for overdominance. Proc. 8. Internat. Congr. Gen. Hereditas (Lund), Suppl. **1949**, 600—601. — JINKS, J. L.: A survey of the genetical basis of heterosis in a variety of diallel crosses. Heredity (Lond.) **9**, 223—238 (1955). — JONES, D. F.: Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. Genetics **2**, 466—479 (1917). — KAJA, H.: Untersuchungen über die Kontinuität der Granastruktur in den Plastiden der Moose. Ber. dtsh. bot. Ges. **67**, 93—107 (1954a). — Untersuchungen über die Plastiden in den Epidermiszellen von *Spinacia oleracea* L. Planta (Berl.) **44**, 503—508 (1954b). — KANDLER, O., u. F. SCHÖTZ: Untersuchungen über die photooxydative Farbstoffzerstörung und Stoffwechsellagerung bei Chlorellamutanten und panaschierten Oenotheren. Z. Naturforsch. **11b**, 708—718 (1956). — KAR, B. K.: Über das Verhalten der Plastidenfarbstoffe photoperiodisch reagierender Pflanzen bei verschiedenem Lichtgenuß. Planta (Berl.) **26**, 420—462 (1937). — KARRER, P.: Carotinoide. Erg. Physiol. **34**, 812—847 (1932). — KIESSLING, L.: Einige besondere Fälle von chlorophylldefekten Gersten. Z. Vererbungslehre **19**, 160—176 (1918). — KLEBS, G.: Über die Fortpflanzungsphysiologie der niederen Organismen, der Probiotanten. Spezieller Teil: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896. — KOERNICKE, M.: Über die Wirkung verschieden starker Röntgenstrahlen auf Keimung und Wachstum bei den höheren Pflanzen. Jb. wiss. Bot. **56**, 416—430 (1915). — KOSKI, V. M.: Chlorophyll formation in seedlings of *Zea mays*. Arch. of Biochem. a. Biophysics **29**, 339—343 (1950). — KOSKI, V. M., and J. H. C. SMITH: Chlorophyll formation in a mutant white-seedling-3. Arch. of Biochem. **34**, 189—195 (1951). — KÜSTER, E.: Pathologie der Plastiden. Protoplasma-Monogr. **13** (II), 1937. — LÄRZ, H.: Beiträge zur Pathologie der Chloroplasten. Flora (Jena) **135**, 319—355 (1942). — LAIBACH, F.: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. als Objekt für genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen. Bot. Archiv **44**, 439—455 (1943). — Über sommer- und winterannuelle Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Ein Beitrag zur Ätiologie der Blütenbildung. Beitr. Biol. Pfl. **28**, 173—216 (1951). — LEWIS, D.: Gene-environment interaction: A relationship between dominanz, heterosis, phenotypic stability and variability. Heredity (Lond.) **8**, 333—356 (1954). — LEWITZKY, G.: Die Chloroplastenlagen in lebenden und fixierten Zellen von *Elodea canadensis* Rich. Ber. dtsh. bot. Ges. **29**, 697—703 (1911). — LIND, E. F., H. C. LANE and L. S. GLEASON: Partial separation of the plastid pigments by paper chromatography. Plant Physiol. **28**, 325—328 (1953). — LODWIGS, J. A.: Erbliehkeitsversuche mit Tabak. Z. Vererbungslehre **5**, 139—172 (1911). — MACKINNEY, G.: Criteria für purity of chlorophyll preparations. J. of Biol. Chem. **132**, 91—109 (1940). — Absorption of light by chlorophyll solutions. J. of Biol. Chem. **140**, 315—322 (1941). — MAIGE, A.: Hétérogénéité physico-chimique des plastes. C. r. Acad. Sci. Paris **196**, 424—426 (1933). — MALY, R.: Cytomorphologische Studien an strahleninduzierten konstant abweichenden Plastidenformen bei Farnprothallien. Z. Vererbungslehre **83**, 447—478 (1951). — MALY, R., u. A. WILD: Ein cytologischer Beitrag zur „Entmischungstheorie“ verschiedener Plastidensorten. Z. Vererbungslehre **87**, 493—496 (1956). — MICHAEL, K.: Vergleichende

Untersuchungen über die Farbeigenschaften und den Bau der Blätter von Aurea-Varietäten verschiedener Gehölze. Züchter **23**, 296—317 (1953). — Untersuchungen über die photosynthetische Leistung gelbblättriger Gehölze. Flora (Jena) **141**, 389—431 (1954). — MOH, C. C., and L. SMITH: An analysis of seedling mutants, spontaneous atomic bomb-radiation and X-ray induced in barley and durum wheat. Genetics **36**, 629—640 (1951). — MONTFORT, C., I. FELGNER u. L. MÜLLER: Zeitphasen im Jahreslauf des lichtökologischen Chlorophyllspiegels beim photostabilen Laubblatt. Beitr. Biol. Pflanz. **29**, 106—128 (1952). — MONTFORT, C., u. I. KRESS-RICHTER: Reversible photochemische Chlorophyllzerstörungen in besonnten Laubblättern von Aurea-Formen und ihre Beziehungen zu Strahlungsklima und Erbgut. Planta (Berl.) **38**, 516—520 (1950). — MUDRACK, K.: Experimentelle Untersuchungen an isolierten Chloroplasten. Protoplasma (Wien) **46**, 556—578 (1956). — MÜLLER, H. J.: Artificial transmutation of the gene. Science (Lancaster, Pa.) **66**, 84—87 (1927). — MUNDING, H.: Untersuchungen zur Frage der Strahlenresistenz des Chlorophylls in den Chloroplasten (Beitr. Biol. Pfl. **29**, 212 (1952) (Zit. nach H. SAGROMSKY, Kulturpflanze **2**, 1954). NAGEL, W.: Über die Blattfarbstoffe des Tabaks. Bot. Archiv **40**, 1—57 (1939). — NIELSSON-EHLE, H.: Einige Beobachtungen über erbliche Variationen der Chlorophylleigenschaft bei den Getreide-Arten. Z. Vererbungslehre **9**, 289—300 (1913). — Über freie Kombination und Koppelung verschiedener Chlorophyllerbinheiten bei Gerste. Hereditas (Lund) **3**, 191—199 (1922). — NOACK, K. L.: Über eine buntblättrige Form von *Borrage officinalis*. Z. Vererbungslehre **58**, 372—392 (1931). — NYBOM, N.: Studies on mutations in barley I. Superdominant factors for internode length. Hereditas (Lund) **36**, 321—328 (1950). — OEHLKERS, F.: Neue Versuche über zytologisch-genetische Probleme (Physiologie der Meiosis). Biol. Zbl. **57**, 126—149 (1937). — Das Leben der Gewächse. I. Berlin: Springer 1956. — RANDOLPH, L. F.: Cytologie of chlorophyll types of maize. Bot. Gaz. **73**, 337—375 (1922). — REINHOLZ, E.: Auslösung von Röntgenmutationen bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. und ihre Bedeutung für die Pflanzenzüchtung und Evolutionstheorie. Diss. Frankfurt a. M. 1945. — REITBERGER, A.: Über polyploide Ruhekerne bei Cruciferen. Naturwiss. **36**, 380 (1949). — Chromozentrenuntersuchungen. I. Mitteilung. Über die Struktur junger Ruhekerne verschiedener Valenz bei vier Cruciferenarten. Chromosoma **4**, 205—221 (1951). — RENNER, O.: Plastidenvererbung bei *Oenothera*. Bayer. Akad. Wiss. math.-nat. Kl., 2. V. 1952. — ROBERTSON, D. W.: Maternal inheritance in barley. Genetics **22**, 104—113 (1937a). — Inheritance in barley II. Genetics **22**, 443—451 (1937b). — RÖBBELEN, G.: Über die Protochlorophyllreduktion in einer Mutante von *Arabidopsis thaliana* (L.). Planta (Berl.) **47**, 532—546 (1956a). — Untersuchungen an strahleninduzierten Blattfarbmutanten von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Diss. Univ. Freiburg 1956b. — Über Heterophyllie bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Ber. dtsch. bot. Ges. **70**, 39—44 (1957a). — Eine Blattfarbmutante ohne Chlorophyll b von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Naturwiss. **44**, 288—289 (1957b). — ROSEN, G. v.: Röntgeninduzierte Mutationen bei *Pisum sativum*. Hereditas (Lund) **28**, 313—338 (1942). — ROUX, E., et C. HUSSON: C. r. Acad. Sci. Paris **235**, 1154—1155 (1952). Zit. bei PIRSON, Fortsch. Bot. **17** (1955). — RUDOPH, H.: Über die Einwirkung des farbigen Lichtes auf die Entstehung der Chloroplastenfarbstoffe. Planta (Berl.) **21**, 104—155 (1933). — SAGROMSKY, H.: Einfluß von Lichtintensität und Tageslänge auf Wachstum und Pigmentbildung verschiedener Tomatenmutanten. Kulturpflanze **2**, 155—163 (1954). — Zur Chlorophyllbildung bei Aureaformen I. Z. Naturforsch. **11b**, 548—554 (1956). — SAX, K.: The effect of ionizing radiation on plant growth. Amer. J. Bot. **42**, 360—364 (1955). — SCHARFNAGEL, W.: Biologische Untersuchungen zur Chlorophyllbildung. Planta (Berl.) **716**—744 (1931). — SCHICK, R.: Untersuchungen über die Koppelung bei *Antirrhinum majus*. Z. Vererbungslehre **56**, 84—106 (1930). — SCHIMPER, A. F. W.: Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Zeitg. **43**, 737—743 (1885). — SCHMIDT, H. H.: Studien zur experimentellen Pathologie der Chloroplasten I und II. Protoplasma (Wien) **40**, 209—238, 507—525 (1951). — SCHÖTZ, D.: Über die Plastidenkonkurrenz bei *Oenothera*. Planta (Berl.) **43**, 182—240 (1954). — Untersuchungen an panaschierten *Oenotheren* I. Über die photosynthetische Leistungsfähigkeit der Chloroplasten in blassen Arealen einiger Plastidenmutanten und Bastardschecken. Z. Naturforsch. **10b**, 100—108 (1955). — Über die photosynthetische Leistungsfähigkeit einiger panaschierten *Oenotheren*. Photogr. u. Forsch. **7**, 12—16 (1956). — SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen XI. Zum Chlorophyllgehalt diploider und polyploider Pflanzen. Züchter **21**, 30—36 (1951). — Die Zellgröße als Grundelement in Phylogenese und Ontogenese. Züchter **23**, 17—44 (1953). — SCHWARTZ, D.: The chlorophyll mutants of maize. Bot. Gaz. **111**, 123—130 (1949). —

SELTMAN, H.: Comparative physiology of green and albino corn seedlings. *Plant Physiol.* **30**, 258—263 (1955). — SEYBOLD, A.: Weist der Chlorophyllgehalt der Blätter Tagesschwankungen auf? *Bot. Archiv* **43**, 71—77 (1941a). — Über die physiologische Bedeutung der Chlorophyllkomponenten a und b. *Bot. Archiv* **42**, 254—288 (1941b). — Zur Kenntnis der herbstlichen Laubblattfärbung. *Bot. Archiv* **44**, 551—568 (1943). — SEYBOLD, A., u. K. EGLE: Lichtfeld und Blattfarbstoffe I. *Planta (Berl.)* **26**, 491—515 (1937). — Lichtfeld und Blattfarbstoffe II. *Planta (Berl.)* **28**, 87—123 (1938a). — Zur chromatographischen Methode der Blattpigmente. *Planta* **28**, 114—118 (1938b). — Über die Blattpigmente der Alpenpflanzen. *Bot. Archiv* **40**, 560—570 (1940). — SEYBOLD, A., u. A. WEISSWEILER: Spektrophotometrische Messungen an grünen Pflanzen und an Chlorophylllösungen. *Bot. Archiv* **43**, 252—290 (1942). — Zur Klärung einiger elementarer optischer Fragen der Photophysiologie. *Bot. Archiv* **44**, 456—520 (1943). — SHULL, G. H.: What is „heterosis“? *Genetics* **33**, 439—446 (1948). — SIRONVAL, C.: A propos du métabolisme de la chlorophylle dans la feuille (ses rapports avec la florencia). *Bull. Soc. roy. bot. Belg.* **85**, 285—295 (1953). — SMITH, J. H. C.: The development of chlorophyll and oxygen-evolving power in etiolated barley leaves when illuminated. *Plant Physiol.* **29**, 143—148 (1954). — SPOEHR, H. A.: The culture of albino maize. *Plant Physiol.* **17**, 397—409 (1942). — SPOHN, H.: Eine einfache Methode zur Trennung der Blattfarbstoffe. *Planta (Berl.)* **23**, 657—661 (1935). — SPRECHER v. BERNEGG, A., E. HEIERLE u. F. ALMASY: Spektrophotometrische Bestimmungen von Chlorophyll a, Chlorophyll b, Carotin und Xanthophyll. *Biochem. Z.* **283**, 45—52 (1935). — STADLER, L. J.: Mutations in barley induced by X-rays and radium. *Science (Lancaster, Pa.)* **68**, 186—187 (1928). — STRAIN, H. H.: Leaf xanthophylls. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* **1938**, 490. — STRASBURGER, E.: Das botanische Praktikum. Jena 1884. — STROTT, A.: Der Einfluß der Umweltbedingungen auf die Ausbildung der Chloroplastenfarbstoffe. *Jb. wiss. Bot.* **86**, 1—32 (1938). — STRUGGER, S.: Die Vitalfärbung der Chloroplasten von *Helodea* mit Rhodaminen. *Flora (Jena)* **131**, 113—128 (1936a). — Weitere Untersuchungen über die Vitalfärbung der Plastiden mit Rhodaminen. *Flora (Jena)* **131**, 324—340 (1936b). — Die Strukturordnung im Chloroplasten. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **64**, 69—83 (1951). — Über die Struktur der Proplastiden. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **66**, 439—453 (1953). — Die Proplastiden in den jungen Blättern von *Agapanthus umbellatus* L'Herit. *Protoplasma (Wien)* **43**, 120—173 (1954). — Elektronenmikroskopische Beobachtungen an den Chloroplasten von *Chlorophytum comosum*. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **69**, 177—188 (1956a). — Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Struktur der Plastiden in panaschierten Blättern. *Protoplasma (Wien)* **1956b**. *Zit. nach* S. STRUGGER, *Ber. dtsh. bot. Ges.* **69** (1956). — STRUGGER, S., u. E. PERNER: Beobachtungen zur Frage der ontogenetischen Entwicklung des somatischen Chloroplasten. *Protoplasma (Wien)* **46**, 711—742 (1956). — STUBBE, H.: Die Gene von *Antirrhinum majus* IV. *Z. Vererbungslehre* **79**, 401—443 (1941). — Über mono- und digen-bedingte Heterosis bei *Antirrhinum majus* L. *Z. Vererbungslehre* **85**, 450—478 (1953). — STUBBE, H., u. K. PIRSCHLE: Über einen monogen bedingten Fall von Heterosis bei *Antirrhinum majus*. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **58**, 546—558 (1940). — STUBBE, W., u. D. v. WETTSTEIN: Zur Struktur erblich verschiedener Chloroplasten von *Oenothera*. *Protoplasma (Wien)* **45**, 241—250 (1955). — TOTTINGHAM, W. E., and H. J. DUTTON: The effect of spectral regions on the chlorophyll „A“ to „B“ ratio. *Science (Lancaster, Pa.)* **N.S. 87**, 214 (1938). — TSWETT, H.: Adsorptionsanalyse und chromatographische Methode. Anwendung auf die Chemie des Chlorophylls. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **24**, 384—393 (1906). — TURCHIN, F. V., M. A. GURMISKAJA i E. G. PHYSHEVSKAYA; *Izv. Akad. Nauk SSSR., Ser. Biol.* **6**, 66—78 (1953). *Zit. bei* PIRSON, *Fortschr. Bot.* **17** (1955). — VIRGIN, H. J.: The conversion of protochlorophyll a in continuous and intermittent light. *Physiol. Plantarum. (Copenh.)* **8**, 389—403 (1955a). — Protochlorophyll formation and greening in etiolated barley leaves. *Physiol. Plantarum (Copenh.)* **8**, 630—643 (1955b). — VRIES, H. DE: Die Mutationstheorie. Leipzig 1901. — WALLACE, R. H., and A. E. SCHWARTING: A study of chlorophyll in a white mutant strain of *Helianthus annuus*. *Plant Physiol.* **29**, 431—436 (1954). — WEIER, E.: The structure of the non-starch-containing beet chloroplast. *Amer. J. Bot.* **23**, 645—652 (1936). — WEIGERT, F.: Über Absorptionsspektren und über eine einfache Methode zu ihrer quantitativen Bestimmung. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **49**, 1496—1532 (1916). — WENDEL, K.: Chromatographie der Blattfarbstoffe. *Planta (Berl.)* **38**, 603—604 (1950). — WETTSTEIN, D. v.: Formation of the plastid-structures as affected by mutation in the chlorophyll apparatus. *Proc. 8. Internat. Congr. Cell. Biol., Leiden 1954*. — WHITAKER, T. W.: Genetic and chlorophyll studies of a yellow-green mutant in muskmelon. *Plant Physiol.* **27**, 263—268 (1952). —

WILLSTÄTTER, R., u. A. STOLL: Untersuchungen über Chlorophyll. Berlin 1913. — Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin 1918. — WINTERSTEIN, A., u. G. STEIN: Fraktionierung und Reindarstellung organischer Substanzen nach dem Prinzip der chromatographischen Adsorptionsanalyse. II. Mitt.: Chlorophylle. Z. Physiol.Chem. **220**, 263—277 (1933). WOLF, F. T.: Changes in chlorophylls a and b in autumn leaves. Amer. J. Bot. **43**, 714—718 (1956). — WRICKE, G.: Ein Fall von Superdominanz bei einer experimentell hergestellten Autotetraploiden von *Arabidopsis thaliana*. Z. Vererbungslehre **87**, 47—64 (1955). — YASUKI, K.: Studies on the maternal inheritance of plastid characters in *Hostea japonica* Ashers. et Graebn. f. *albomarginata* Mak. and its derivatives. Cytologia **1**, 192—215 (1929). — On the structure and the development of starch grains II. Cytologia **15**, 75—87 (1949). — ZIRKLE, C.: Development of normal and divergent plastid types in *Zea mays*. Bot. Gaz. **88**, 186—203 (1929). — ZÜRN, K.: Die Bedeutung der Plastiden für den Ablauf der Meiosis. Jb. wiss. Bot. **85**, 706—731 (1937). — Physiologie der Meiosis X. Neue Beiträge zur Kenntnis des Einflusses der Plastiden auf den Ablauf der Meiosis. Z. Bot. **34**, 273—310 (1939).

Dr. GERHARD RÖBBELEN, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, Göttingen,  
Nikolausberger Weg 9

Aus dem Max-Planck-Institut für Biologie, Abt. Melchers, Tübingen,  
und dem Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Stuttgart-Hohenheim

# UNTERSUCHUNGEN ZUR GENETIK DES KÄLTEBEDÜRFNISSES BEI *ARABIDOPSIS THALIANA* \*

Von

KLAUS NAPP-ZINN

Mit 12 Textabbildungen

(Eingegangen am 15. Februar 1957)

## I. Problemstellung

Winterannuelle und („echte“) zweijährige Pflanzen kommen gewöhnlich nur dann im Sommer zum Blühen, wenn sie zuvor eine Zeitlang niederen Temperaturen (vorzugsweise etwa 1—7° C) ausgesetzt waren, wie sie in gemäßigten Breiten normalerweise im Winterhalbjahr eintreten. Zu diesen Pflanzen mit einem Kältebedürfnis in bezug auf die Blütenbildung gehören neben der zweijährigen Form des Bilsenkrautes (*Hyoscyamus niger*), den *Beta*-Rüben, den Wintergetreiden und vielen anderen gewisse Rassen der Crucifere *Arabidopsis thaliana*, die LAIBACH (1943a, b) in die Untersuchungen zur Physiologie der Blütenbildung eingeführt hat. Solche winterannuellen *Arabidopsis*-Rassen legen nicht nur wie andere Wintereinjährige nach längerer Zeit unter Gewächshausbedingungen auch *ohne* Kälteeinwirkung Blüten an, sondern bringen diese auch zu normaler Entfaltung. Daneben gibt es spät-sommerannuelle *Arabidopsis*-Rassen, die ohne den Einfluß niederer Temperaturen zwar erheblich früher als die wintereinjährigen zum Blühen kommen, deren Blühalter aber gleichfalls durch eine geeignete Kältebehandlung (sog. Vernalisation oder Jarowisation) stark herabgesetzt und demjenigen solcher früh-sommerannueller Rassen angeglichen werden kann, deren Blütezeit durch Kälteeinwirkung nicht nennenswert modifiziert wird (vgl. LAIBACH 1951, LAIBACH und ZENKER 1954, ZENKER 1955 sowie Tabelle 1). Als Regel mag dabei gelten, daß das Kältebedürfnis um so größer ist, je später

Tabelle 1. *Blühalter (in Tagen, von der Aussaat [Nr. 1 und 3] bzw. vom Ende der Vernalisation ab gerechnet), Zahl der Rosettenblätter und Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse bei der winterannuellen Rasse Stockholm (St) und der sommerannuellen Rasse Limburg<sub>5</sub> (Li<sub>5</sub>) von Arabidopsis thaliana*

Aufzucht bei 20,5° C und Dauerlicht. In Klammern Zahl der jeweils ausgewerteten Pflanzen.

|   |                                                  | Blühalter  | Zahl der Rosettenblätter | Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse |
|---|--------------------------------------------------|------------|--------------------------|------------------------------------------|
| 1 | Rasse <i>St</i> , unvernalisiert                 | 107,8 (28) | 77,6 (24)                | 92,9 (24)                                |
| 2 | Rasse <i>St</i> , vernalisiert<br>(70 Tage + 2°) | 27,73 (13) | 14,15 (13)               | 17,85 (13)                               |
| 3 | Rasse <i>Li<sub>5</sub></i> , unvernalisiert     | 27,16 (14) | 13,93 (14)               | 17,79 (14)                               |

\* Dieser Veröffentlichung liegt ein Teil einer von der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Tübingen angenommenen Habilitationsschrift zugrunde.

unvernalisierte *Arabidopsis*-Pflanzen blühen und je mehr Blätter sie an der Hauptachse vor der ersten Blüte bilden.

Nun hatte sich in früheren Versuchen gezeigt, daß *Arabidopsis*-Pflanzen der winterannuellen Rasse *Stockholm* (*St*) nach bis zu 8wöchiger Vernalisation bei  $-3,5$  bis  $+4^{\circ}\text{C}$  auf dem Samenstadium um so schneller zum Blühen kommen, je länger die Kälte eingewirkt hatte. Durch eine unmittelbar an die Vernalisation anschließende Wärmebehandlung (5 Tage bei  $30^{\circ}\text{C}$ , Devernalisation) konnte der Vernalisationseffekt annulliert werden. Das Blühalter war dann in allen Versuchsgruppen etwa so hoch wie bei unvernalisierten Pflanzen. Nach erneuter Kältebehandlung (30 Tage bei  $+2^{\circ}\text{C}$ , Revernalisation) manifestierte sich jedoch wieder die Dauer der ersten Vernalisation. Dieser Befund gab Anlaß zu der Annahme eines thermostabilen Zwischenstadiums ( $A_2$ ) im Vernalisationsprozeß. Dieser wärmebeständigen Zwischenstufe geht offenbar ein thermolabiles Zwischenprodukt ( $A_1$ ) voraus, worauf die Tatsache hinweist, daß das Blühalter durch Antivernalisation (Wärmebehandlung der Samen mit oder ohne nachfolgende Kälteeinwirkung) gesteigert wird. Zwei andere wärmeempfindliche Zwischenstufen scheinen der wärmebeständigen zu folgen: Die erste der beiden ( $A_3$ ) wird offenbar schon bei  $20^{\circ}$  für die zur Blühreife führenden Vorgänge unbrauchbar (wäre sie nicht vorhanden, so müßten sich die unterschiedlichen Mengen des stabilen Zwischenprodukts nach verschieden langer Kältebehandlung und einheitlicher Devernalisation bei anschließendem Aufenthalt bei  $20^{\circ}$  im Blühalter äußern, was aber nicht der Fall ist); die zweite ( $A'$ ) fällt bei  $30^{\circ}$  der Devernalisation anheim, nicht aber wenn sich der Vernalisation ein Aufenthalt der Pflanzen bei  $20^{\circ}$  anschließt. Erst auf dieses letzte thermolabile Zwischenstadium scheint das wärmebeständige Endprodukt der Vernalisation ( $B$ ) zu folgen<sup>1</sup>.

Im ganzen ist demnach bei der winterannuellen *Arabidopsis*-Rasse *St* mit 3 thermolabilen Zwischenstadien zu rechnen, für deren jedes bei Zugrundelegung der Ein-Gen-ein-Ferment-Hypothese ein Gen verantwortlich zu machen wäre, das die fermentative „Unbrauchbarmachung“ (Zerstörung, Umwandlung od. dgl.) des jeweiligen Zwischenproduktes in der Wärme kontrollieren würde. Die Annahme mehrerer wärmeempfindlicher Zwischenstufen, die das relativ hohe Blühalter unvernalisierten *St*-Pflanzen bedingen, könnte daher in entsprechenden genetischen Befunden eine starke Stütze erhalten.

Ebenso wie bei anderen vernalisationsbedürftigen Pflanzen wurden auch schon bei *Arabidopsis* Versuche durchgeführt, die über die Vererbung des Blühalters Aufschluß geben sollten. Hier ist zunächst die Arbeit von HÄRER über früh- und spätblühende sommereinjährige *Arabidopsis*-Rassen zu erwähnen, die auch — wie bereits der Bericht von MELCHERS und LANG (1948) — einen Überblick über einschlägige Untersuchungen anderer Autoren an anderen Objekten bietet. Auf Grund von Kreuzungsanalysen von 5 Rassen, bei denen sich die Spätblüher unvollständig dominant verhielten ( $F_1 \pm$  „intermediär“), schloß HÄRER auf ein für das Blühalter verantwortliches Hauptgen, dessen Wirkung jedoch durch weitere, weniger wirksame Gene modifiziert sein könne. Diese Zusatzgene manifestierten sich allerdings nur im 8 Std-Kurztag, nicht aber im 16 Std-Langtag und im Dauerlicht. Eine Analyse der Zusatzgene wurde in HÄRERS Veröffentlichung nicht versucht.

<sup>1</sup> Zur Begründung der allgemeinen Annahme thermolabiler Stadien im Vernalisationsprozeß vgl. man LANG und MELCHERS 1947; bezüglich der Erläuterung der Hypothesen über das Vernalisations-, De-, Re- und Antivernalisationsverhalten von *Arabidopsis* sei auf NAPP-ZINN 1953 und 1957 (im Druck) verwiesen.

Über die Vererbung des Blühalters in Kreuzungen zwischen sommer- und winterannuellen Rassen von *Arabidopsis thaliana* berichtete LAIBACH (1943b). In der Kreuzung *St* (winterannuell)  $\times$  *Wa* (sommerannuell) erwies sich das Merkmal „sommerannuell“ als dominant (Blühalter<sup>1</sup> von *St* 123 Tage, von *Wa* 13 Tage, des  $F_1$ -Bastards 14 Tage bei Aussaat am 14. 6. 41), in der Kreuzung *Di* (sommerannuell)  $\times$  *Ko* (winterannuell) dagegen das Merkmal „winterannuell“ (Blühalter von *Di* 22 Tage, von *Ko* 93 Tage, des  $F_1$ -Bastards 88 Tage bei Aussaat am 11. 5. 40). Bei der Kreuzung *St*  $\times$  *Wa* ergab sich bei Herbstaussaaten ein eher intermediäres Verhalten der  $F_1$ -Generation; in der  $F_2$  erfolgte bei Aussaat am 10. 5. 41 eine Aufspaltung etwa im Verhältnis 2:18:1 (vgl. Abb. 1), wenn man die etwa 128 in LAIBACHS Abb. 5 unberücksichtigten von 852 Pflanzen außer Betracht läßt.

Diese unterschiedlichen Ergebnisse, auf die man die Erklärung von MELCHERS und LANG (1948, S. 165) anwenden kann, ließen weitere Untersuchungen wünschenswert erscheinen, zumal da die Veröffentlichung von LAIBACH (1943b) nähere Daten über die Größe des bearbeiteten Materials zum Teil vermissen läßt und keine Angaben über Rückkreuzungen vorliegen. Eine sorgfältige Analyse der genetischen Grundlagen des Blühalters bzw. des Kältebedürfnisses (oder des sommer- und winter-

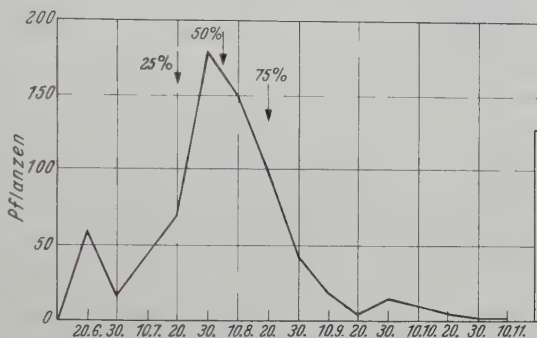


Abb. 1. *Arabidopsis thaliana*. *St* (winterannuell)  $\times$  *Wa* (sommerannuell),  $F_2$ . Die Zahl der Pflanzen, die innerhalb der einzelnen Dekaden aufblühten, ist jeweils über dem Datum des letzten Tages der betreffenden Dekade eingetragen. Umgezeichnet nach LAIBACH (1943 b, Abb. 5). Die Säule am rechten Rande des Diagramms bezieht sich auf diejenigen Pflanzen, deren Blühalter oder Verbleib nicht angegeben ist

(oder des sommer- und winterannuellen Charakters) von *Arabidopsis thaliana* dürfte aber auch im Hinblick auf das im vorausgehenden geschilderte komplizierte Vernalisationsverhalten der wintereinjährigen Rasse *Stockholm* einiges Interesse verdienen.

## II. Methodik

Zu unseren Kreuzungen bedienten wir uns der beiden schon erwähnten Rassen *St* und *Li<sub>5</sub>* (nach ZENKER *Li<sub>5</sub>'*)<sup>2</sup>. Die Kreuzungen wurden stets in der Weise durchgeführt, daß kurz vor dem Aufblühen stehende Blütenknospen unter dem binokularen Präpariermikroskop (Vergrößerung etwa 40fach) geöffnet, die Staubblätter aus ihnen entfernt und ihre Narben mit Pollen belegt wurden.

Alle Pflanzen wuchsen, soweit nicht anders vermerkt, im Gewächshaus bei natürlicher Tageslänge auf. Als Blühalter einer Pflanze wurde (wie auch sonst in unseren Versuchen), sofern nichts anderes angegeben, die Zeit von der Aussaat bzw. vom Ende der Vernalisation bis zum Sichtbarwerden der Narbe an der ersten Blüte gewertet.

## III. *Li<sub>5</sub>* $\times$ *St*, $F_1$

Die reziproken Kreuzungen zur Herstellung der  $F_1$  erfolgten im Juni und Juli 1952. Bei den benutzten *Li<sub>5</sub>*-Pflanzen (Nr. 3, 5, 7, 9, 11, 13 und 15) handelte es sich um Selbstungsnachkommen ein und derselben Mutterpflanze (Nr. 1). Die zu den Kreuzungen verwandten *St*-Pflanzen (Nr. 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14 und 16) waren dagegen unmittelbar aus dem Ausgangssaatgut hervorgegangen. Die bei den Kreuzungen entstandenen Samen wurden in 3 Gruppen aufgeteilt.

<sup>1</sup> Unter „Blühalter“ wird hier das Sichtbarwerden von Blütenanlagen verstanden.

<sup>2</sup> Das Ausgangssaatgut beider Rassen stellte Herr Prof. Dr. F. LAIBACH dankenswerterweise zur Verfügung.

Eine Gruppe wurde zugleich mit Selbstungssamen von Elternpflanzen am 12. 8. 52 ausgesät.  $2\frac{1}{2}$ – $3\frac{1}{2}$  Wochen später wurden die Pflanzen einzeln in Blumentöpfe von etwa 6 cm Durchmesser pikiert. Das Blühalter geht aus Tabelle 2 hervor.

Tabelle 2.  $F_1$ -Aussaat vom 12. 8. 52 mit  $Li_5$ - und  $St$ -Kontrollen

Beimehrfachen gleichsinnigen Kreuzungen sind die Bastard-Nachkommenschaften aus den einzelnen Kreuzungs-Schoten durch römische Zahlen kenntlich gemacht. E Erntedatum; P Pikierdatum;  $\bar{x}$  mittleres Blühalter; m mittlere Abweichung vom Mittelwert.

| Saatgut                                       | E      | P          | n  | $\bar{x}$ | m    | $\Sigma (\bar{x}-x)^2$ |
|-----------------------------------------------|--------|------------|----|-----------|------|------------------------|
| 15s . . . .                                   | 4. 8.  | 29. 8.     | 9  | 35,2      | 0,4  | 3,56                   |
| 3s . . . .                                    | 1. 8.  | 29. 8.     | 4  | 31,5      | 0,5  | 1,00                   |
| $\Sigma Li_5$ . .                             | —      | —          | 13 | 34,1      | 1,6  | 42,93                  |
| 4s . . . .                                    | 21. 7. | 29./30. 8. | 15 | 126,2     | 15,1 | 5175                   |
| 6s . . . .                                    | 30. 7. | 30. 8.     | 9  | 149,9     | 24,3 | 7141                   |
| 6s . . . .                                    | 17. 7. | 30. 8.     | 3  | 143,0     | 2,7  | 26                     |
| 8s . . . .                                    | 21. 7. | 29. 8.     | 6  | 132,0     | 13,0 | 1346                   |
| 8s . . . .                                    | 30. 7. | 29. 8.     | 14 | 142,6     | 13,5 | 3049                   |
| 10s . . . .                                   | 12. 8. | 5. 9.      | 7  | 139,3     | 7,7  | 670                    |
| 12s . . . .                                   | 30. 7. | 29./30. 8. | 8  | 122,4     | 16,9 | 2827                   |
| 12s . . . .                                   | 1. 8.  | 30. 8.     | 8  | 128,9     | 11,6 | 1595                   |
| $\Sigma St$ . . .                             | —      | —          | 70 | 134,9     | 15,4 | 27600                  |
| $3 \times 10 II$<br>$= \Sigma Li_5 \times St$ | 21. 7. | 29. 8.     | 21 | 82,1      | 15,8 | 13571                  |
| $6 \times 5 I$ . .                            | 14. 7. | 29. 8.     | 2  | 66,0      | 2,0  | 8                      |
| $8 \times 3 I$ . .                            | 21. 7. | 29. 8.     | 22 | 76,3      | 5,4  | 1058                   |
| $8 \times 3 II$ . .                           | 21. 7. | 29. 8.     | 10 | 85,5      | 10,5 | 1905                   |
| $8 \times 3 III$ . .                          | 21. 7. | 29. 8.     | 6  | 84,3      | 11,3 | 1444                   |
| $10 \times 15 I$ . .                          | 4. 8.  | 29. 8.     | 7  | 102,3     | 19,4 | 3432                   |
| $12 \times 5$ . . .                           | 30. 7. | 29. 8.     | 8  | 78,6      | 5,4  | 317                    |
| $\Sigma St \times Li_5$ .                     | —      | —          | 55 | 82,1      | 10,3 | 12538                  |
| $\Sigma Li_5 \times St$ .                     | —      | —          | 76 | 82,1      | 11,8 | 26109                  |

Eine zweite Gruppe wurde am 4. 9. 52, ebenfalls mit Selbstungssamen von Elternpflanzen, ausgesät und zwischen dem 19. 9. und 28. 9. pikiert.

Die dritte Gruppe schließlich wurde (gleichfalls mit Selbstungssamen von Elternpflanzen) bereits am 5. 8. 52 ausgesät und vom Tag nach der Aussaat an in einem Kühlschrank zunächst 3 Wochen lang bei etwa  $+2^\circ C$  und dann eine Woche lang bei  $+5^\circ C$  vernalisiert. Während der Kältebehandlung setzten Keimung und starkes Etiolament (d. h. starke Verlängerung des Hypocotyls) ein, so daß die Pflänzchen anfangs recht hinfällig waren, als sie am 4. 9. nach Abschluß der Vernalisation zu den anderen Gruppen ins Gewächshaus kamen, wo sie teils am 11. 9., teils am 23. 9. pikiert wurden. Ein größerer Prozentsatz von ihnen ging zugrunde.

Unter Beiseitellassung methodischer und sta-

tistischer Einzelheiten wird das Blühalter der Pflanzen der zweiten und dritten Versuchsgruppe in Tabelle 3 den entsprechenden Angaben für die erste Gruppe summarisch gegenübergestellt. Im wesentlichen läßt sich dieser Tabelle dreierlei entnehmen:

Tabelle 3. Blühalter in Abhängigkeit von genetischer Konstitution, Aussaatdatum (A) und Vernalisationsbehandlung (V)

In Klammern jeweils die Zahl der ausgewerteten Pflanzen je Versuchsgruppe.

| A      | V                           | $Li_5$    | $Li_5 \times St$ | $St \times Li_5$ | $Li_5 \times St$ | $St$       |
|--------|-----------------------------|-----------|------------------|------------------|------------------|------------|
| 12. 8. | nicht vernalisiert          | 34,1 (13) | 82,1 (21)        | 82,1 (55)        | 82,1 (76)        | 134,9 (70) |
| 4. 9.  | nicht vernalisiert          | 31,1 (24) | 143,9 (70)       | 151,0 (43)       | 146,7 (113)      | 156,0 (47) |
| 5. 8.  | vernalisiert<br>6. 8.—4. 9. | 30,5 (30) | 96,6 (6)         | 95,4 (10)        | 95,9 (16)        | 135,8 (18) |

1. Das Merkmal „winterannuell“ ist bei unseren Kreuzungen in jedem Fall gegenüber dem Merkmal „sommerannuell“ (unvollständig) dominant.

2. Die reziproken Bastarde unterscheiden sich hinsichtlich des Blühalters innerhalb einer Versuchsgruppe nicht in signifikanter Weise. Auch der Unterschied zwischen dem durchschnittlichen Blühalter von 143,9 Tagen bei den  $70 Li_5 \times St$ -Pflanzen der Aussaat vom 4. 9. 52 einerseits und dem mittleren Blühalter von 151,0 Tagen bei den zugehörigen  $43 St \times Li_5$ -Pflanzen andererseits ist infolge zu starker Streuung nicht gesichert ( $P = 0,062$ )<sup>1</sup>.

3. Eine Kältebehandlung erweist sich bei  $Li_5$  praktisch als wirkungslos; bei den zweierlei  $F_1$ -Bastarden und der winterannuellen Elternrasse *St* setzt sie dagegen das Blühalter herab. Auch bei *St* ist der Unterschied im Blühalter zwischen vernalisierten (135,8 Tage) und nicht vernalisierten Pflanzen (156,0 Tage) gut gesichert ( $P < 0,0002$ ).

Daß sich in der Aussaat vom 4. 9. 52 die  $F_1$ -Bastarde hinsichtlich des Blühalters nur geringfügig von den *St*-Pflanzen unterscheiden, wird man darauf zurückführen dürfen, daß die Pflanzen in eine bezüglich der Lichtverhältnisse ungünstige Jahreszeit hineingerieten (Kurztag und relativ geringe Lichtintensität); so ist es denkbar, daß auch bei den *St*-Pflanzen das (hypothetische) Endstadium B der Vernalisation (vgl. NAPP-ZINN 1953) nahezu erreicht war, als wieder günstigere Lichtbedingungen eintraten, die dann auch bei den  $F_1$ -Pflanzen zur Blüte führten.

Ähnliche Gründe kann man wohl auch dafür geltend machen, daß die vom 6. 8.—4. 9. 52 vernalisierten Pflanzen zwar rascher als die unvernisierten der Aussaat vom 4. 9., aber nicht schneller als die unvernisierten vom 12. 8. 52 zur Blüte kamen. (Den anfangs schlechten Allgemeinzustand der vernalisierten Pflanzen wird man hierfür nicht verantwortlich machen können; denn bei den kältebehandelten  $Li_5$ -Pflanzen wurde das Blühalter dadurch offenbar nicht beeinflusst.)

Die  $F_1$ -Pflanzen haben — der Aussaat vom 12. 8. 52 nach zu schließen — ein viel geringeres Kältebedürfnis als die Rasse *St*. Nach 4wöchiger Vernalisation scheinen sie das Stadium B noch früh genug erreicht zu haben, so daß die photische Blüteninduktion bei den  $F_1$ -Pflanzen noch vor Eintritt der schlechteren Lichtverhältnisse erfolgen konnte, nicht aber bei den *St*-Pflanzen. — Im einzelnen ist freilich über die Lichtbedürfnisse der verschiedenen *Arabidopsis*-Rassen, besonders der winterannuellen, noch viel zu wenig Sicheres bekannt, als daß man zur Interpretation unserer Ergebnisse mehr als Vermutungen anstellen könnte.

#### IV. Rückkreuzungen und $F_2$

Für die Rückkreuzungen und für die Herstellung der  $F_2$ -Generation wurden die Pflanzen Nr. 98 ( $Li_5 \times St$ ), 100 (*St*), 101 (*St*), 102 ( $St \times Li_5$ ) und 117 ( $3s_2 = Li_5$ ) benutzt. Die Pflanze 98 war eine der zuerst blühenden  $3 \times 10$  I-Pflanzen der  $F_1$ -Aussaat vom 4. 9. 52, während Nr. 102 ( $10 \times 3$ ) etwa dem Mittelwert der  $F_1$  entspricht. — Zu allen Kreuzungen, an denen *St* zu beteiligen war, wurde die 10s-Pflanze Nr. 100 verwendet; außerdem wurden einige Kreuzungen mit Nr. 101 (10s) durchgeführt.

##### 1. Aussaat vom 24. 6. 53

Die Aussaat aller Kreuzungen und Selbstungen erfolgte am 24. 6. 53 in Aussaatschalen von 12 cm Durchmesser. Von 98s und 102s wurden je 1000 Samen in 4 Schalen zu 250 Samen gesät. Leider fielen zahlreiche Keimlinge einer Pilzinfektion zum Opfer. Die Verluste ergeben sich aus der zweiten und dritten Spalte von Tabelle 4. Die restlichen Pflanzen wurden 2 Wochen nach der Aussaat in Kisten von  $36 \times 60$  cm<sup>2</sup> pikiert, und zwar in 14 Reihen zu 7 Pflanzen; sie wuchsen bei natürlicher Tageslänge im Gewächshaus auf.

<sup>1</sup> Ermittlung der P-Werte nach PATAU (1943).

Tabelle 4. Aussaat vom 24. 6. 53

$n_1$  Zahl der ausgesäten Samen;  $n_2$  Zahl der pikierten Keimlinge bzw. (bei 98s und 102s) Zahl der Pflanzen, die am 2. 10. 53 noch lebten oder bis dahin schon geblüht hatten.

| Saatgut                          | n <sub>1</sub> | n <sub>2</sub> | Blühdaten  |            |            |            |              |          |           |            |            |            |              |          |           |            |            |            |               | am 2. 10.<br>noch vegetativ |
|----------------------------------|----------------|----------------|------------|------------|------------|------------|--------------|----------|-----------|------------|------------|------------|--------------|----------|-----------|------------|------------|------------|---------------|-----------------------------|
|                                  |                |                | 10.—14. 7. | 15.—19. 7. | 20.—24. 7. | 25.—29. 7. | 30. 7.—3. 8. | 4.—8. 8. | 9.—13. 8. | 14.—18. 8. | 19.—23. 8. | 24.—28. 8. | 29. 8.—2. 9. | 3.—7. 9. | 8.—12. 9. | 13.—17. 9. | 18.—22. 9. | 23.—27. 9. | 28. 9.—2. 10. |                             |
| 117s ( <i>Li</i> <sub>5</sub> ). | 100            | 26             | —          | 3          | 20         | 1          | 2            | —        | —         | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | —          | —             | —                           |
| 100s . . .                       | 100            | 78             | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | —          | —             | 78                          |
| 101s . . .                       | 100            | 73             | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | —          | —             | 73                          |
| Σ <i>St</i> . . .                | 200            | 151            | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | —          | —             | 151                         |
| 117×100 .                        | 41             | 19             | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | 1          | 2            | 6        | —         | 4          | 1          | —          | —             | 5                           |
| 100×117 .                        | 29             | 16             | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | —          | 1            | 6        | 2         | 2          | —          | —          | —             | 5                           |
| Σ <i>F</i> <sub>1</sub> . . .    | 70             | 35             | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | 1          | 3            | 12       | 2         | 6          | 1          | —          | —             | 10                          |
| 98×102 .                         | 80             | 38             | —          | —          | 3          | —          | 2            | —        | —         | 1          | 2          | 4          | 3            | 5        | 2         | —          | 1          | 1          | —             | 14                          |
| 102×98 .                         | 64             | 46             | —          | 3          | 1          | 1          | 1            | 1        | 2         | 3          | 4          | 8          | 6            | 5        | 1         | —          | —          | —          | 1             | 9                           |
| 98s . . .                        | 1000           | 352            | 1          | 6          | 31         | 13         | 12           | 12       | 15        | 36         | 25         | 43         | 31           | 29       | 10        | 11         | 7          | 1          | 4             | 65                          |
| 102s . . .                       | 1000           | 518            | —          | 2          | 18         | 22         | 20           | 17       | 21        | 28         | 30         | 74         | 58           | 41       | 36        | 12         | 10         | 2          | 8             | 119                         |
| Σ <i>F</i> <sub>2</sub> . . .    | 2144           | 954            | 1          | 11         | 53         | 36         | 35           | 30       | 38        | 68         | 61         | 129        | 98           | 80       | 49        | 23         | 18         | 4          | 13            | 207                         |
| 117×98 .                         | 47             | 15             | —          | 1          | 2          | 3          | 1            | —        | —         | 3          | 2          | 3          | —            | —        | —         | —          | —          | —          | —             | —                           |
| 117×102 .                        | 80             | 48             | —          | 7          | 8          | 11         | 1            | 1        | —         | 5          | 5          | 5          | 4            | —        | —         | —          | —          | —          | —             | 1                           |
| 98×117 .                         | 109            | 34             | —          | 4          | 9          | 4          | —            | 1        | 5         | 1          | 1          | 5          | 4            | —        | —         | —          | —          | —          | —             | —                           |
| 102×117 .                        | 17             | 8              | —          | 1          | 2          | 1          | —            | —        | —         | —          | 1          | 1          | 1            | 1        | —         | —          | —          | —          | —             | —                           |
| Σ <i>R Li</i> <sub>5</sub> .     | 253            | 105            | —          | 13         | 21         | 19         | 2            | 2        | 5         | 9          | 9          | 14         | 9            | 1        | —         | —          | —          | —          | —             | 1                           |
| 100×98 .                         | 12             | 4              | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | —          | —            | —        | 2         | —          | —          | —          | —             | 2                           |
| 100×102 .                        | 22             | 10             | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | 1          | —            | 1        | 2         | —          | —          | —          | —             | 5                           |
| 98×100 .                         | 30             | 18             | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | —          | —            | 2        | —         | 1          | 2          | —          | —             | 13                          |
| 98×101 .                         | 5              | 3              | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | —          | —          | —            | —        | 1         | —          | 1          | —          | —             | 1                           |
| 102×100 .                        | 76             | 27             | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | 2          | 2          | 5            | 6        | 1         | 2          | 1          | 2          | —             | 6                           |
| 102×101 .                        | 22             | 17             | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | 1          | 1          | 2            | 2        | 1         | —          | —          | 1          | —             | 9                           |
| Σ <i>R St</i> . .                | 167            | 79             | —          | —          | —          | —          | —            | —        | —         | —          | 3          | 4          | 7            | 11       | 5         | 5          | 4          | 4          | —             | 36                          |

Die Blühdaten der bis zum 2. 10. 53 aufgeblühten Pflanzen sind in Tabelle 4 in 5 Tage-Gruppen, beginnend mit der Zeit vom 10.—14. 7., wiedergegeben. Abb. 2 stellt die prozentualen Anteile der einzelnen (hier mit 14.—18. 7. beginnenden) 5 Tage-Klassen dar (unter Zusammenfassung einander entsprechender Kreuzungen) und umfaßt die Zeit bis zum Abschluß des Versuches am 5. 11. 53.

Unterschiede gegenüber Tabelle 4 bezüglich der Gesamtzahl der Versuchspflanzen beruhen darauf, daß in der Zeit vom 2. 10.—5. 11. noch einzelne Pflanzen eingingen, ohne geblüht zu haben, und daß in der  $F_2$ -Gruppe solche Pikierkisten, in denen auch späterhin Pilzbefall eintrat, von einem früheren Zeitpunkt an nicht mehr mitberücksichtigt wurden als in Tabelle 4.

Was die Ergebnisse betrifft, so überrascht die Zweigipfeligkeit der  $F_1$ -Kurve, der man aber wohl kaum eine Bedeutung beimessen dürfen, da sie bei den früheren  $F_1$ -Aussaaten nicht zu bemerken war. Jedenfalls erweist sich auch hier der winterannuelle Charakter als unvollständig dominant, und die beiden reziproken  $F_1$ -Gruppen unterscheiden sich nicht.

Die Rückkreuzungen mit den beiden Elternrassen ergaben zwar eine Aufspaltung, die dem Verhältnis 1:1 nahekommt, doch blühte die später blühende

Hälfte der Rückkreuzungen mit  $Li_5$  deutlich früher als die  $F_1$ , während die früher blühende Hälfte der Rückkreuzungen mit  $St$  etwa der  $F_1$  entsprach. Trotz der großen Variationsbreite innerhalb der beiden eben genannten Hälften ist die Differenz ihrer Mittelwerte gut gesichert. Das mittlere Blühalter — von der Aussaat ab gerechnet — der 52 zuletzt blühenden von 105  $Li_5 \times (Li_5 \times St)$ -Pflanzen betrug 59,8 Tage<sup>1</sup>, das mittlere Blühalter der 39 zuerst blühenden von 79  $St \times (Li_5 \times St)$ -Pflanzen 73,5 Tage;  $P < 0,0002$ .

Diese Differenz legt die Annahme mindestens dihybrider Vererbung des Blühalters und damit des Kältebedürfnisses nahe. Von je 4 möglichen Genkombinationen ist bei dihybridem Erbgang beiden Rückkreuzungen theoretisch nur die der  $F_1$  entsprechende Kombination gemeinsam, die bei der Rückkreuzung mit  $Li_5$  das zuletzt blühende und bei der Rückkreuzung mit  $St$  das zuerst blühende Viertel darstellt. Die Aufblühordnung unserer Rückkreuzungen scheint diesen Überlegungen zu entsprechen (Pfeile in Abb. 2!). Für ihr Zutreffen oder Nichtzutreffen werden sich bei der Analyse der  $F_3$  weitere Kriterien finden.

Die Aufspaltungskurve der  $F_2$  verläuft relativ flach; die Maxima sind nur wenig ausgeprägt und wie bei den Rückkreuzungen durch Übergänge verbunden, die sich auch auf solche Termine erstrecken, an denen weder  $F_1$ -Pflanzen noch Pflanzen der Elternrassen blühten. Auch dieser Befund deutet auf das Auftreten von Neukombinationen in der  $F_2$  hin, wie sie nur bei wenigstens dihybrider Vererbung zu erwarten sind.

Außerdem sind bei der  $F_2$  noch folgende Punkte zu bemerken:

1. Das Maximum der mittleren Aufblüh-Gruppe, die also der  $F_1$  entsprechen müßte, liegt in der Zeit vom 24.—28. 8., in der gerade die erste von 35  $F_1$ -Pflanzen blühte.

2. Das deutliche Maximum der frühen Aufblüh-Gruppe der Gesamt- $F_2$  ist in erster Linie auf die  $F_2$ -Pflanzen mit  $Li_5$ -Plasma zurückzuführen. Bei den  $F_2$ -Pflanzen mit  $St$ -Plasma ist dieses frühe Maximum sehr viel schwächer ausgeprägt.

3. Im ganzen gesehen eilten die  $F_2$ -Pflanzen mit  $Li_5$ -Plasma jenen mit  $St$ -Plasma in der generativen Entwicklung voraus: Am 16. 8. 53 z. B. blühten von 608 98s-Pflanzen 199 (= 32,8%), von 519 102s-Pflanzen dagegen nur 119 (= 22,9%).

<sup>1</sup> Für die Pflanze, die am 5. 11. 53 noch nicht blühte, wurde ein Blühalter von 136 Tagen angenommen.

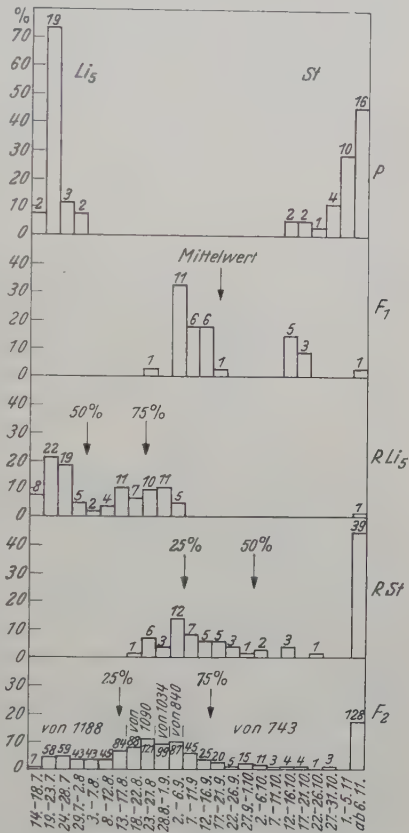


Abb. 2. *Arabidopsis thaliana*.  $Li_5$  und  $St$ ,  $F_1$ , Rückkreuzungen mit den Ausgangsrassen und  $F_2$ . Blühdaten in 5 Tage-Klassen. Aussaat vom 24. 6. 53

## 2. Aussaat vom 23. 10. 54

In Anbetracht der unerwünschten Ausfälle bei der Aussaat vom 24. 6. 53 wurden am 23. 10. 54 nochmals Selbstungssamen der Pflanzen Nr. 117, 101, 98 und 102 in Schalen von 12 cm Durchmesser ausgesät. Mit Absicht wurde dieses Mal für die Aussaat der  $F_2$  eine andere Jahreszeit gewählt, damit die Pflanzen auch anderen photoperiodischen Bedingungen ausgesetzt werden konnten. — Vom 23. 10. – 8. 11. 54 standen die Keimlinge bei natürlicher Tageslänge (also im Kurztag) im Gewächshaus und anschließend 4 Tage in einem temperaturkonstanten Raum ( $22 \pm 1^\circ \text{C}$ ) im Dauerlicht (fünf 40 W-Osram-Leuchtstofflampen je  $\text{m}^2$  etwa 30 cm über den Aussaaten). — Am 12. 11. wurden die Pflanzen in 14 Reihen zu je 7–8 Stück in Kisten von  $36 \times 60 \text{ cm}^2$  Grundfläche pikiert und wieder ins Gewächshaus gestellt, wo sie sich zunächst vegetativ recht üppig entwickelten, aber keine Blüten bildeten. Vom 12. 12. ab wurden daher die 20 Pikierkisten (Gesamtfläche etwa  $4,3 \text{ m}^2$ ) aus etwa 80 cm

Höhe von einer, vom 27. 12. 54 bis 15. 1. 55 von 2 Schreibtischlampen (je 60 W) durchschnittlich in 5 Nächten je Woche beleuchtet.

Die Ende Dezember einsetzende Blüte ist wahrscheinlich im wesentlichen auf die Darbietung des Zusatzlichtes zurückzuführen. Dabei ist nun — wie Abb. 3 zeigt — besonders bemerkenswert, daß das Maximum der Blühalter-Kurve von  $Li_5$  in der Woche vom 4.—10. 1. 55 bei der  $F_2$  keine Entsprechung hat. In den ersten 4 Wochen nach Blühbeginn, in denen 99% aller  $Li_5$ -Pflanzen blühten, gelangten vielmehr nur 5,6 je 400  $F_2$ -Pflanzen zur Blüte (d. i. etwa 1 von 71<sup>1</sup>). Auffällig ist ferner, daß die  $F_2$ -Pflanzen mit  $Li_5$ -Plasma wie bei der Aussaat vom 24. 6. 53 jenen mit  $St$ -Plasma bezüglich der Blütenbildung voraus-eilten (z. B. blühten bis zum 14. 2. 55 253 von

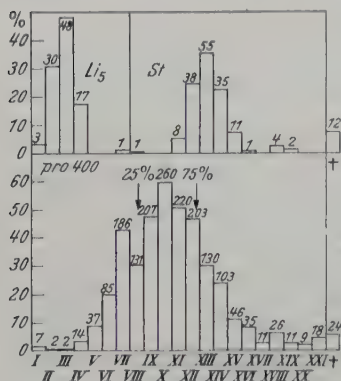


Abb. 3. Blühdaten (in 7 Tage-Klassen, beginnend mit der Periode vom 21. bis 27. 12. 54) von  $Li_5$ ,  $St$  und der  $F_2$ -Generation nach Aussaat am 23. 10. 54. Gewächshauskultur

863 98s-Pflanzen, das sind 29,3%, aber nur 211 von 904 102s-Pflanzen, das sind 23,4%) und daß die 9 ersten „ $F_2$ -Blüher“ sämtlich 98s-Pflanzen waren. Immerhin hat das frühestblühende Viertel der  $F_2$ -Pflanzen ein deutliches Maximum, das wiederum wie bei der Aussaat vom 24. 6. 53 bei den Pflanzen mit  $Li_5$ -Plasma deutlicher als bei jenen mit  $St$ -Plasma ausgeprägt ist, das aber — verglichen mit  $Li_5$  — um 4 Wochen in Richtung auf den Hauptgipfel der  $F_2$ -Kurve in Abb. 3 verschoben ist, der seinerseits ohne scharfe Trennung zu den Spätblühern überleitet<sup>2</sup>.

3. Mutterpflanzen der  $F_3$ -Familien

Nachdem schon die Rückkreuzungen und die  $F_2$ -Aussaat vom 24. 6. 53 Anlaß zu der Vermutung gegeben hatten, daß das Blühalter bei *Arabidopsis* von mehr als einem Genpaar bestimmt werde, erschien es zweckmäßig, die Untersuchungen auch auf die  $F_3$ -Generation

<sup>1</sup> Hier und in Abb. 3 beziehen wir die „ $F_2$ -Blüher“ auf je 400 (statt auf 100)  $F_2$ -Pflanzen, weil ja bei monohybridem Erbgang zu erwarten gewesen wäre, daß etwa jede vierte Pflanze hinsichtlich des Blühalters der sommerannuellen Elternrasse entsprechen würde.

<sup>2</sup> Die Abgrenzung der der  $F_1$  entsprechenden Mittelgruppe von den  $St$  entsprechenden Spätblühern kann man sich etwa vergegenwärtigen, indem man die %-Kurve von  $St$  von der pro-400-Kurve der  $F_2$  „subtrahiert“.

auszudehnen. Zu diesem Zweck wurden am 12. 11. 54 8  $Li_5$ -(117s-)Pflanzen und 53 ( $St \times Li_5$ )  $F_2$ -(102s-)Pflanzen der Aussaat vom 23. 10. 54, die bis dahin ebenso wie die im vorausgehenden Abschnitt besprochenen Pflanzen behandelt worden waren, einzeln in Töpfe von 6 cm Durchmesser pikiert. Die 102s-Pflanzen kamen nach dem Pikieren in den Konstanzraum und waren dort den auf S. 260 oben bezeichneten Lichtverhältnissen ausgesetzt; die Temperatur unterlag zwar — abgesehen von den durch das tägliche Gießen bedingten kurzfristigen Veränderungen infolge Verdunstungskühle — keinen Tagesschwankungen, sank aber von etwa  $22 \pm 1^\circ C$  (in den Monaten Oktober—Dezember 1954) zunächst auf etwa  $20 \pm 1^\circ$  (in den Monaten Januar—April 1955), um von Anfang Mai ab wieder allmählich anzusteigen und im Juli mit  $27 \pm 1^\circ$  ein Maximum zu erreichen. Die 117s-Pflanzen (H 22 bis H 29) standen nach dem Pikieren noch 3 Tage im Gewächshaus und wurden dann mit den 102s-Pflanzen vereinigt, die in der Reihenfolge des Aufblühens mit H 31, H 32 usw. bezeichnet wurden.

Die Blühtermine dieser Pflanzen, denen im Hinblick auf das Verhalten der  $F_3$ -Familien Bedeutung zukommt, gehen aus Tabelle 5 hervor. Bei dihybrider, intermediärer Vererbung wäre ein Aufspalten des Blühalters bei 53 Pflanzen etwa im Verhältnis 3:7:3:7:13:7:3:7:3 zu erwarten.

Die Grenzen der 9 verschiedenen Gruppen gemäß dieser Erwartung sind in Abb. 4 angedeutet. Als schon alle 8  $Li_5$ -Pflanzen aufgeblüht waren, blühte allerdings erst eine  $F_2$ -Pflanze. Dem Anteil von 1 je 71 im vorausgehenden Abschnitt (S. 260 Mitte) entspricht hier also ein Anteil von 1 je 53. Die Nähe dieser beiden Werte zu dem Verhältnis 1:63 legt die Vermutung nahe, daß für das unterschiedliche Blühalter der Rassen  $Li_5$  und  $St$  nicht nur 2, sondern 3 (oder mehr) Gene verantwortlich sind. Da die technischen Möglichkeiten fehlten, ein etwaiges Verhältnis von 1:63 an Hand größerer  $F_2$ -Kulturen nachzuprüfen, wird sich in den folgenden Generationen zeigen müssen, ob unsere Annahme zutrifft.

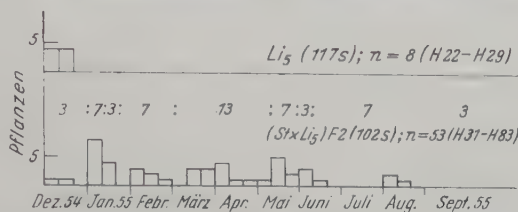


Abb. 4. Blühdaten (in 10 Tage-Klassen) der für die Herstellung von  $F_3$ -Familien benutzten  $F_2$ -Pflanzen neben  $Li_5$ -Kontrollen. Mit Angabe der möglichen Aufspaltung bei Annahme dihybrider Vererbung; vgl. Text

Tabelle 5. Blühdaten der zur Herstellung von  $F_3$ -Familien benutzten  $F_2$ -Pflanzen und einiger  $Li_5$ -Kontrollpflanzen

| 117s-Pflanzen |            | H35 | ~4. 1. 55  | H52 | 16. 3. 55 | H69 | 26. 5. 55      |
|---------------|------------|-----|------------|-----|-----------|-----|----------------|
| H23           | 4. 12. 54  | H36 | 6. 1. 55   | H53 | 18. 3. 55 | H70 | 30. 5. 55      |
| H24           | 4. 12. 54  | H37 | 7. 1. 55   | H54 | 21. 3. 55 | H71 | 3. 6. 55       |
| H22           | 6. 12. 54  | H38 | 7. 1. 55   | H55 | 25. 3. 55 | H72 | 3. 6. 55       |
| H28           | 8. 12. 54  | H39 | 8. 1. 55   | H56 | 28. 3. 55 | H73 | 9. 6. 55       |
| H25           | 11. 12. 54 | H40 | 9. 1. 55   | H57 | 1. 4. 55  | H74 | 14. 6. 55      |
| H26           | 13. 12. 54 | H41 | 11. 1. 55  | H58 | 2. 4. 55  | H75 | 3. 8. 55       |
| H29           | 13. 12. 54 | H42 | 15. 1. 55  | H59 | 5. 4. 55  | H76 | 4. 8. 55       |
| H27           | 14. 12. 54 | H43 | 17. 1. 55  | H60 | 7. 4. 55  | H77 | 19. 8. 55      |
|               |            | H44 | ~19. 1. 55 | H61 | 17. 4. 55 | H78 | In den Mona-   |
|               |            | H45 | 1. 2. 55   | H62 | 30. 4. 55 | H79 | ten Sept. 1955 |
|               |            | H46 | 2. 2. 55   | H63 | 4. 5. 55  | H80 | bis März 1956  |
|               |            | H47 | 2. 2. 55   | H64 | 11. 5. 55 | H81 | ohne Blüten-   |
|               |            | H48 | 10. 2. 55  | H65 | 12. 5. 55 | H82 | bildung ein-   |
|               |            | H49 | 15. 2. 55  | H66 | 14. 5. 55 |     | gegangen       |
|               |            | H50 | 24. 2. 55  | H67 | 14. 5. 55 | H83 | am 16. 4. 56   |
|               |            | H51 | 14. 3. 55  | H68 | 19. 5. 55 |     | noch vegetativ |
| 102s-Pflanzen |            |     |            |     |           |     |                |
| H31           | 3. 12. 54  |     |            |     |           |     |                |
| H32           | 15. 12. 54 |     |            |     |           |     |                |
| H33           | ~1. 1. 55  |     |            |     |           |     |                |
| H34           | ~3. 1. 55  |     |            |     |           |     |                |

V.  $St \times Li_5, F_3$ 

Von den vorstehend erwähnten 8  $Li_5$ -Pflanzen H 22—H 29 und den  $F_2$ -Pflanzen H 31—H 77 wurden Samen getrennt geerntet. Wegen Platzmangels konnten die Nachkommenschaften nicht alle gleichzeitig ausgesät und kultiviert werden. Es wurde daher zunächst am 26. 2. 55 eine Probeaussaat von Nachkommenschaften von 2  $Li_5$ - und 4  $F_2$ -Pflanzen vorgenommen (1); am 15. 4. 55 (2), 29. 6. 55 (3) und 8. 3. 56 (4) wurden Samen von jeweils bis dahin fruktifizierenden  $F_2$ -Pflanzen ausgesät.

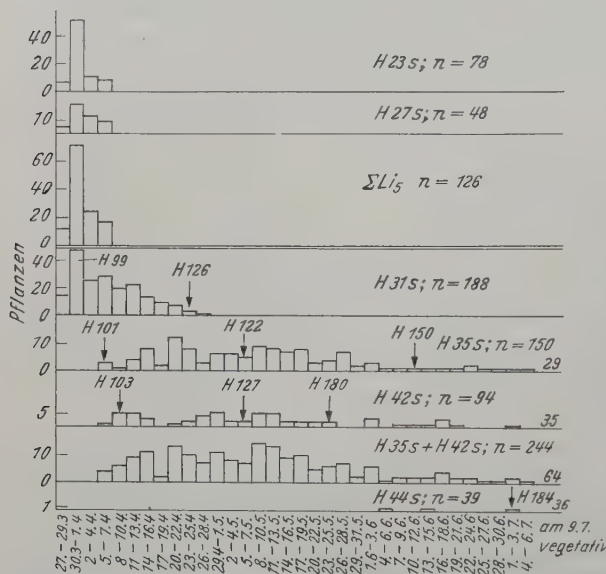


Abb. 5. Blühdaten (in 3 Tage-Klassen) bei 2  $Li_5$ - und 4  $F_2$ -Familien. Aussaat vom 26. 2. 55. Konstanzraumkultur. n = Zahl der Versuchspflanzen

## 1. Aussaat vom 26. 2. 55

Am 26. 2. 55 wurden Samen der zuerst und der zuletzt blühenden Pflanze der Gruppe H 22 bis H 29 (nämlich H 23 und H 27) ausgesät, desgleichen Samen der  $F_2$ -Pflanzen H 31, H 35, H 42 und H 44<sup>1</sup>. Die Pflanzen blieben ständig im Konstanzraum; am 14. 3. wurden sie in 15 Reihen zu je 10 in Kisten der gewohnten Art pikiert.

Über das Blühalter unterrichtet Abb. 5. Aus dieser ist zu entnehmen, daß keine der  $F_3$ -Familien mit den beiden  $Li_5$ -Familien (die sich untereinander praktisch gleich verhalten) völlig übereinstimmt. Bei den H 31s-Pflanzen fällt

zwar das Hauptmaximum der Blühalter-Verteilungskurve mit dem der  $Li_5$ -Pflanzen zusammen, doch blühte ein größerer Teil der H 31s-Pflanzen erheblich später als die letzte  $Li_5$ -Pflanze. Entsprechendes gilt für die Blattzahlen (Tabelle 6—8), die bei den spätblühenden H 31s-Pflanzen die der  $Li_5$ -Pflanzen bei weitem übertreffen. Andererseits bildeten die früh blühenden H 31s-Pflanzen zum Teil

Tabelle 6. Zahl der Pflanzen mit 7—8 bis 41—42 Rosettenblättern in der  $F_3$ -Familie H 31s sowie in den  $Li_5$ -Familien H 23s und H 27s

| Saatgut  | n   | Rosettenblätter |      |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
|----------|-----|-----------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|          |     | 7—8             | 9—10 | 11—12 | 13—14 | 15—16 | 17—18 | 19—20 | 21—22 | 23—24 | 25—26 | 27—28 | 29—30 | 31—32 | 33—34 | 35—36 | 37—38 |
| H 23s    | 78  | —               | 9    | 37    | 19    | 8     | 3     | 2     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     |
| H 27s    | 48  | —               | 5    | 18    | 13    | 9     | 3     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     |
| Σ $Li_5$ | 126 | —               | 14   | 55    | 32    | 17    | 6     | 2     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     |
| H 31s    | 187 | 4               | 22   | 35    | 23    | 16    | 12    | 17    | 12    | 9     | 5     | 8     | 5     | 3     | 4     | 6     | 4     |
|          |     |                 |      |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 1     |

<sup>1</sup> Diese vier waren unter der Annahme dihybrider Vererbung ausgewählt worden; sie hätten möglicherweise 4 verschiedene Kombinationen repräsentieren können.

weniger Blätter als die armblättrigsten  $Li_5$ -Pflanzen. Dies gilt sowohl für die Rosetten- und für die Stengelblätter getrennt als auch für beide zusammen. 7 oder 8 Rosettenblätter, 0 Stengelblätter oder 9 Blätter insgesamt an der Hauptachse gab es nur bei H 31s.

Die Blühdaten der H 35s- wie auch der H 42s-Pflanzen sind ziemlich unregelmäßig über mehrere Monate verteilt. Bemerkenswert ist dabei, daß während der ersten 9 Tage nach Blühbeginn der  $Li_5$ -Pflanzen keine einzige Pflanze aus den H 35s- und H 42s-Familien zum Blühen kam.

Die H 44s-Pflanzen gingen erst dann zur Blütenbildung über, als etwa 75% der H 35s- und der H 42s-Pflanzen aufgeblüht waren. Die Blühdaten streuten aber so sehr, daß weitergehende Schlußfolgerungen nicht möglich sind.

Tabelle 7. Zahl der Pflanzen mit 0, 1, 2 bis 8 Stengelblättern in der  $F_3$ -Familie H 31s sowie in den  $Li_5$ -Familien H 23s und H 27s

| Saatgut                | n   | Stengelblätter |    |    |    |    |    |    |   |   |  |
|------------------------|-----|----------------|----|----|----|----|----|----|---|---|--|
|                        |     | 0              | 1  | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 7 | 8 |  |
| H 23 s .               | 78  | —              | 17 | 47 | 12 | 2  | —  | —  | — | — |  |
| H 27 s .               | 48  | —              | 10 | 26 | 12 | —  | —  | —  | — | — |  |
| $\Sigma L_{5}^{\cdot}$ | 126 | —              | 27 | 73 | 24 | 2  | —  | —  | — | — |  |
| H 31 s .               | 187 | 6              | 38 | 61 | 39 | 14 | 14 | 10 | 2 | 3 |  |

Tabelle 8. Zahl der Pflanzen mit 8—9 bis 46—47 Blättern an der Hauptachse in der  $F_3$ -Familie H 31s sowie in den  $Li_5$ -Familien H 23s und H 27s

| Saatgut       | n   | Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
|---------------|-----|------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|               |     | 8—9                                      | 10—11 | 12—13 | 14—15 | 16—17 | 18—19 | 20—21 | 22—23 | 24—25 | 26—27 | 28—29 | 30—31 | 32—33 | 34—35 | 36—37 | 38—39 | 40—41 | 42—43 | 44—45 | 46—47 |
| H 23s         | 78  | —                                        | 4     | 27    | 26    | 11    | 5     | 3     | 2     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     |
| H 27s         | 48  | —                                        | 2     | 16    | 13    | 6     | 8     | 3     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     |
| $\Sigma Li_5$ | 126 | —                                        | 6     | 43    | 39    | 17    | 13    | 6     | 2     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     |
| H 31s         | 187 | 3                                        | 18    | 34    | 29    | 10    | 9     | 16    | 10    | 11    | 6     | 5     | 8     | 5     | 4     | 3     | 3     | 3     | 6     | 1     | 3     |

## 2. Aussaat vom 15. 4. 55

Die zweite  $F_3$ -Aussaat erfolgte am 15. 4. 55 wieder im Konstanzraum und umfaßte neben einer  $Li_5$ -Kontrolle folgende  $F_3$ -Familien: H 32s, H 33s, H 34s, H 36s, H 37s, H 38s, H 39s, H 40s, H 41s, H 43s, H 45s, H 46s, H 47s, H 48s, H 49s, H 50s, H 51s, H 52s und H 53s. Die Samen von H 50 waren offenbar zu kurz vor der Aussaat geerntet worden; jedenfalls keimten sie schlecht, und nur 7 Keimlinge waren verwertbar. Am 3./4. Mai wurden die Pflanzen wie üblich in Kisten pikiert und waren von da ab dem natürlichen Tageslicht und den aus Tabelle 9 ersichtlichen Temperaturen ausgesetzt.

Die Blühdaten sind in Abb. 6 zusammengestellt. Auch in diesem Falle entsprach keine  $F_3$ -Familie völlig der  $Li_5$ -Kontrolle, während bei monohybridem Erbgang etwa in 13  $F_3$ -Familien, bei dihybridem etwa in 3  $F_3$ -Familien Übereinstimmung mit  $Li_5$  zu erwarten gewesen wäre. Andererseits ist aber doch bei einer Reihe von  $F_3$ -Familien die Verteilungskurve der Blühdaten eingipfelig (oder wenigstens annäherungsweise eingipfelig), und zwar bei H 32s, H 36s, H 38s, H 51s und H 53s. Inwieweit diese Eingipfeligkeit Ausdruck von Homozygotie ist und inwieweit sich unter eingipfeligen Kurven verschiedene Genotypen mit ähnlicher Merkmalsausprägung verbergen, wird sich bei der Auswertung von  $F_4$ -Familien ergeben, auf die wir später zu sprechen kommen werden.

Hier ist zunächst die 1:2:1- bzw. 1:3-Spaltung in den Familien H 47s, H 48s und H 52s hervorzuheben. Besonders bei H 48s findet sich im ersten Teil der Blühalterkurve ein ausgeprägtes Maximum, das mit dem der  $Li_5$ -Familie H 23s genau zusammenfällt, wogegen das Maximum im letzten Viertel der H 48s-

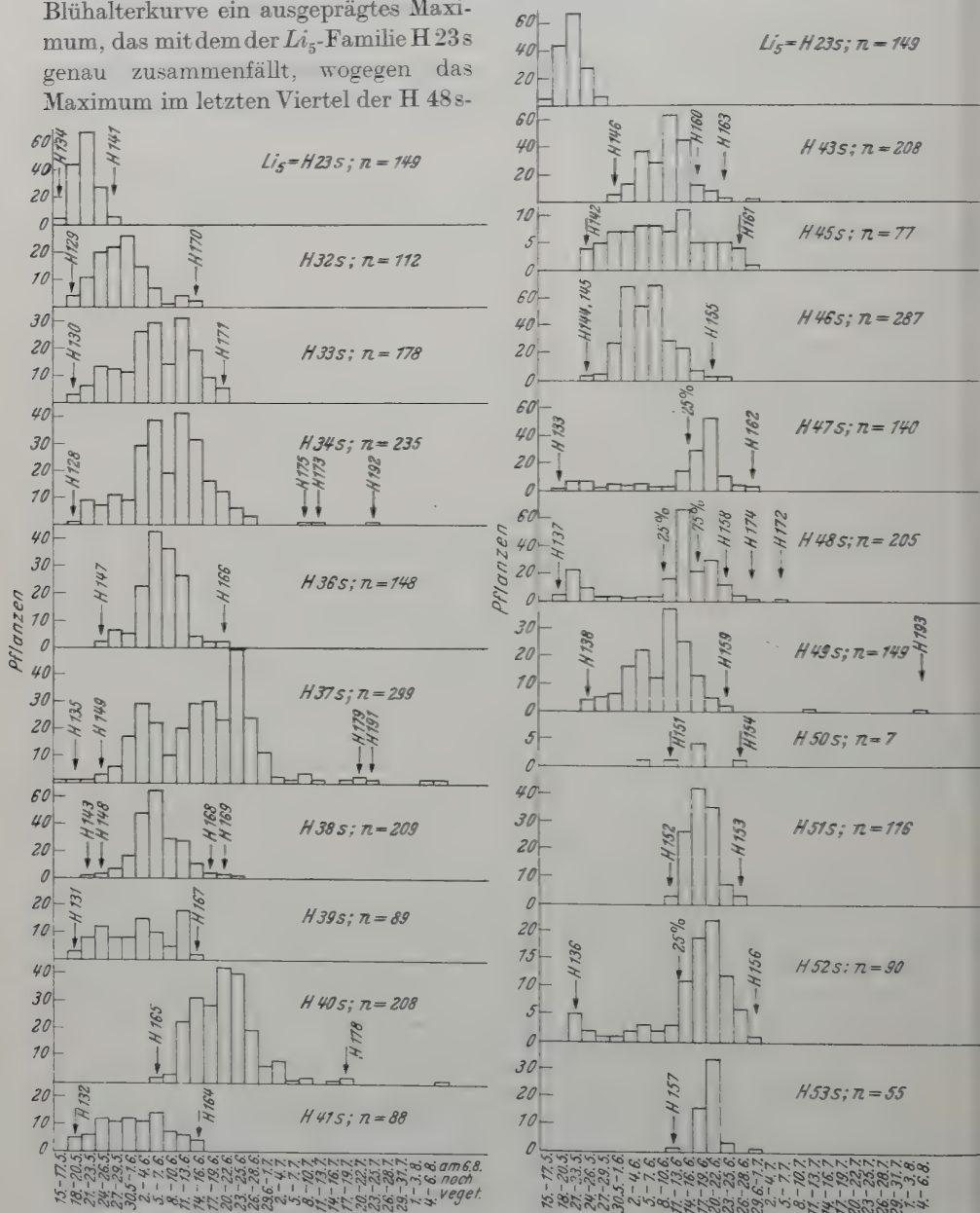


Abb. 6. Blühdaten (in 3 Tage-Klassen) einer  $Li_5$ - und verschiedener  $F_3$ -Familien. Aussaat vom 15. 4. 55. Gewächshauskultur. n = Zahl der Versuchspflanzen

Kurve mit dem Gipfel der H 53s- und etwa auch der H 51s-Kurve koinzidiert. Das Hauptmaximum der H 48s-Kurve, das bei einer 1:2:1-Spaltung den mitt-

leren 50% entspricht, liegt etwa 6 Tage früher. Bei den ähnlich aufspaltenden Familien H 47s und H 52s fallen die beiden letzten Maxima zusammen. In allen diesen 3 Fällen erweist sich jedenfalls die Anlage für „spätblühend“ als dominant.

Was nun diese „Spätblüher“ betrifft, so handelt es sich hierbei nicht um winterannuelle, sondern um spät-sommerannuelle Pflanzen mit einem mittleren Blühalter von etwa 65—70 Tagen. Ihr Auftreten stellt den wichtigsten Anhaltspunkt für die Beteiligung mehrerer Gene am Zustandekommen des Blühalters und des Kältebedürfnisses dar; denn bei Annahme monohybrider Vererbung bliebe das Herausspalten von spät-sommerannualen völlig unverständlich.

Gewisse Schwierigkeiten bereiten die Kurven für H33s, H34s, H43s, H46s und H49s, die sämtlich einen tieferen Einschnitt zwischen 2 dicht benachbarten Maxima aufweisen, der aber ein anderes Spaltungsverhältnis als 1:3 oder 1:2:1 bewirkt. Da aber das Spaltungsverhältnis, das auf diesem Einschnitt beruht, in den genannten 5 F<sub>3</sub>-Familien nicht identisch ist, liegt der Verdacht auf einen methodischen Fehler nahe, um so mehr, als der erwähnte Einschnitt bei 4 von diesen Familien in die Zeit vom 8.—10. 6. 55 fällt. In diesen Tagen war die mittlere Temperatur zwar etwas niedriger als an den vorausgegangenen (vgl. Tabelle 9), doch bewirkten stärkere Temperaturschwankungen zu anderen Zeiten keine derartigen Einschnitte. Im übrigen hat die H46s-Kurve in den fraglichen Tagen gerade ihr Maximum. — Selbst wenn man annimmt, daß am 7. und 10. 6. die blühenden Pflanzen zu einer abweichenden Tageszeit protokolliert worden seien (es wurde aber stets vormittags protokolliert), so reicht dies zur Erklärung eines so tiefen Einschnittes, wie ihn z. B. die H33s-, H34s- und H49s-Kurven aufweisen, im Hinblick auf den 72 Std.-Umfang der Blühalterklassen in Abb. 6 doch nicht aus. Die Gründe für diesen Kurvenverlauf bleiben also zunächst offen. In bezug auf H43s kann allerdings unter Hinweis auf den folgenden Abschnitt schon gesagt werden, daß sich der in Abb. 6 wiedergegebene Kurvenverlauf nicht genau reproduzieren ließ. — Dagegen ist der durch ein Minimum in der Zeit vom 8.—10. 6. 55 gekennzeichnete Einschnitt der Blühalterkurve von H37s insofern besonders deutlich, als hier auch in den beiden benachbarten 3 Tage-Klassen relativ wenige Pflanzen blühten. In diesem Falle trennt das Minimum etwa das zuerst blühende Viertel von den später blühenden Pflanzen ab, doch läßt die Kurve sich im übrigen ebensowenig wie die von H40s und H45s einem der einfacheren Spaltungsverhältnisse zuordnen.

Tabelle 9. *Mittlere und maximale Gewächshaustemperatur, erstere ermittelt aus den täglichen Temperaturen um 7, 14 und 21 Uhr*

Fortsetzung Tabelle 10.

| Periode         | Mittlere Temperatur (° C) | Maximale Temperatur (° C) | Periode         | Mittlere Temperatur (° C) | Maximale Temperatur (° C) |
|-----------------|---------------------------|---------------------------|-----------------|---------------------------|---------------------------|
| 4./5. 5. 55     | 19,0                      | 25,8                      | 11.—13. 6. 55   | ~20                       |                           |
| 6.—8. 5. 55     | 20,0                      | 30,2                      | 14.—16. 6. 55   | 21,1                      | 27,8                      |
| 9.—11. 5. 55    | 20,7                      | 29,1                      | 17.—19. 6. 55   | ~20,8                     | 27,8                      |
| 12.—14. 5. 55   | 20,7                      | 29,3                      | 20.—22. 6. 55   | ~20,8                     | 28,3                      |
| 15.—17. 5. 55   | 17,5                      | 25,8                      | 23.—25. 6. 55   | 22,7                      | 31,9                      |
| 18.—20. 5. 55   | 19,9                      | 27,6                      | 26.—28. 6. 55   | 21,5                      | 30,2                      |
| 21.—23. 5. 55   | 19,1                      | 26,0                      | 29. 6.—1. 7. 55 | 19,8                      | 29,8                      |
| 24.—26. 5. 55   | 20,6                      | 29,0                      | 2.—4. 7. 55     | 19,5                      | 28,5                      |
| 27.—29. 5. 55   | 15,4                      | 25,8                      | 5.—7. 7. 55     | 17,1                      | 31,0                      |
| 30. 5.—1. 6. 55 | 17,3                      | 26,1                      | 8.—10. 7. 55    | 22,9                      | 34,1                      |
| 2.—4. 6. 55     | 18,3                      | 28,6                      | 11.—13. 7. 55   | 23,0                      | 32,1                      |
| 5.—7. 6. 55     | 20,4                      | 30,8                      | 14.—16. 7. 55   | 21,7                      | 33,5                      |
| 8.—10. 6. 55    | 17,5                      | 26,1                      |                 |                           |                           |

## 3. Aussaat vom 29. 6. 55

Die nächste Aussaat wurde am 29. 6. 55 im Konstanzraum (Temperatur  $26 \pm 1^\circ \text{C}$ ) vorgenommen und umfaßte die  $F_3$ -Familien H31s, H32s, H36s, H43s, H44s, H53s<sup>1</sup> sowie H54s—H66s. Die Samen einiger dieser Familien waren wohl zu kurz vor der Aussaat geerntet worden; jedenfalls war die Keimung stark verzögert, so daß die Aussaaten von H54s, H55s, H61s, H62s und H65s verworfen werden mußten. Daneben wurden zum Vergleich Samen der beiden Ausgangsrassen ausgesät. Die Mutterpflanzen dieser Samen waren H134 (die zuerst blühende Pflanze aus der H23s-[ $Li_5$ -]Aussaat vom 15. 4. 55), H141 (die zuletzt blühende aus derselben Aussaat) und die *St*-Pflanze H139 (8→62→H2→H139). Ein Teil der Aussaaten der 6 zuerst genannten  $F_3$ -Familien sowie von H139s wurde vom 30. 6. bis 22. 8. 55 vernalisiert. Auf diese Pflanzen werden wir unter c) (S. 270) zurückkommen. Die übrigen Pflanzen blieben bis zum Pikieren (18./19. 7. 55; wie seit der Aussaat vom 26. 2. 55 üblich: 150 Pflanzen je Kiste) im Konstanzraum. Hiernach gelangte der größere Teil der Pflanzen ins Gewächshaus (Abschnitt a); der kleinere verblieb weiterhin im Konstanzraum (Abschnitt b). Bei denjenigen Pflanzen, die unter a) und b) besprochen werden, wurde das Blühalter nicht wie sonst vom Aussaattag an gerechnet, sondern von dem Tag (zwischen dem 1. und 7. 7. 55) an, an dem das Gros der Samen der betreffenden  $F_3$ -Familie keimte, kurz als Keimdatum bezeichnet. Dadurch wurde die Möglichkeit herabgesetzt, daß bei frühblühenden  $F_3$ -Familien Blühalterunterschiede durch unterschiedliche Keimungsgeschwindigkeit vorge-täuscht werden könnten. Zum gleichen Zweck wurden bei den  $Li_5$ -Pflanzen sowie bei den zuerst blühenden  $F_3$ -Familien die Rosetten- und Stengelblätter gezählt, bei den später blühenden jedoch, bei denen ein größerer Teil der Rosettenblätter zur Blütezeit schon abgestorben war, nur die Stengelblätter, deren Anzahl mit der der Rosettenblätter korreliert ist, aber stark streut.

Tabelle 10. Mittlere und maximale Gewächshaustemperatur, erstere ermittelt aus den täglichen Temperaturen um 7, 14 und 21 Uhr

Fortsetzung von Tabelle 9.

| Periode          | Mittlere Temperatur<br>(° C) | Maximale Temperatur<br>(° C) | Periode             | Mittlere Temperatur<br>(° C) | Maximale Temperatur<br>(° C) |
|------------------|------------------------------|------------------------------|---------------------|------------------------------|------------------------------|
| 17.—24. 7. 55    | 23,2                         | 37,0                         | 17.—23. 10. 55      | 17,7                         | 29,8                         |
| 25.—31. 7. 55    | 20,1                         | 29,0                         | 24.—30. 10. 55      | 18,3                         | 28,8                         |
| 1.—7. 8. 55      | 19,8                         | 31,0                         | 31. 10.—6. 11. 55   | 18,4                         | 27,0                         |
| 8.—14. 8. 55     | 19,0                         | 30,1                         | 7.—13. 11. 55       | 18,0                         | 27,5                         |
| 15.—21. 8. 55    | 21,1                         | 34,0                         | 14.—20. 11. 55      | 14,6                         | 22,0                         |
| 22.—28. 8. 55    | 20,5                         | 30,5                         | 21.—27. 11. 55      | 16,6                         | 23,6                         |
| 29. 8.—4. 9. 55  | 19,5                         | 28,0                         | 28. 11.—4. 12. 55   | 16,8                         | 23,7                         |
| 5.—11. 9. 55     | 19,1                         | 30,7                         | 5.—11. 12. 55       | 15,9                         | 20,9                         |
| 12.—18. 9. 55    | 18,9                         | 33,8                         | 12.—18. 12. 55      | 17,0                         | 23,0                         |
| 19.—25. 9. 55    | 19,3                         | 31,0                         | 19.—25. 12. 55      | 15,7                         | 19,7                         |
| 26. 9.—2. 10. 55 | 18,8                         | 31,7                         | 26. 12. 55—1. 1. 56 | 16,2                         | 21,1                         |
| 3.—9. 10. 55     | 18,8                         | 32,8                         | 2.—8. 1. 56         | 15,0                         | 19,3                         |
| 10.—16. 10. 55   | 18,8                         | 26,0                         | 9.—15. 1. 56        | 16,3                         | 20,9                         |

a) Gewächshauskultur. Was zunächst die Aufzucht im Gewächshaus anbelangt, so vergleiche man bezüglich der Temperatur Tabelle 10. — Die beiden  $Li_5$ -Familien H134s und H141s stimmen hinsichtlich des Blühalters (28,5 bzw. 28,1 Tage, vom Keimdatum an gerechnet) praktisch überein ( $P > 0,3$ ). Wenn sich auch die Gesamtzahlen der Blätter an der Hauptachse (10,89 bzw. 11,56) zwar geringfügig, aber signifikant ( $P = 0,0027$ ) unterscheiden, so läßt sich doch

<sup>1</sup> Die bis hierhin genannten  $F_3$ -Familien, die schon in der Aussaat vom 26. 2. 55 bzw. 15. 4. 55 enthalten waren, dienten Vergleichszwecken.

sagen, daß der Blühalterunterschied zwischen den Pflanzen H 134 und H 141 modifikativer Natur gewesen sein dürfte. Beide  $Li_5$ -Familien werden daher im folgenden in den graphischen Darstellungen zum Vergleich mit den  $F_3$ -Familien zusammengefaßt; zur statistischen Sicherung von Differenzen wird dagegen der Kürze halber nur eine der beiden  $Li_5$ -Familien (H 134s) benutzt. Wo dabei für einzelne  $F_3$ -Familien Mittelwerte des Blühalters oder der Blattzahlen gebildet werden, wird stillschweigend die genetische Einheitlichkeit der betreffenden Familien vorausgesetzt.

Die Blühdaten der  $F_3$ -Familien sind in Abb. 7 nicht wie vorher in 3-, sondern in 6 Tage-Klassen wiedergegeben, da sie sich infolge des Tageslängen- und Temperaturreckgangs mit fortschreitender Jahreszeit über einen größeren Zeitraum verteilen.

Abweichend von dem unter Konstanzraum-Bedingungen erhaltenen Resultat der Aussaat vom 26. 2. 55 (S. 262) fällt hier das Maximum der Blühalterkurve von H31s nicht mit dem der  $Li_5$ -Kontrolle zusammen; auch das durchschnittliche Blühalter unterscheidet sich deutlich von dem der  $Li_5$ -Familie H 134s (vgl. Tabelle 11). Die häufigste Blattzahl ist zwar in beiden Fällen 11, doch liegt die mittlere Blattzahl bei der  $Li_5$ -Kontrolle um knapp 3 tiefer als bei den H 31s-Pflanzen.

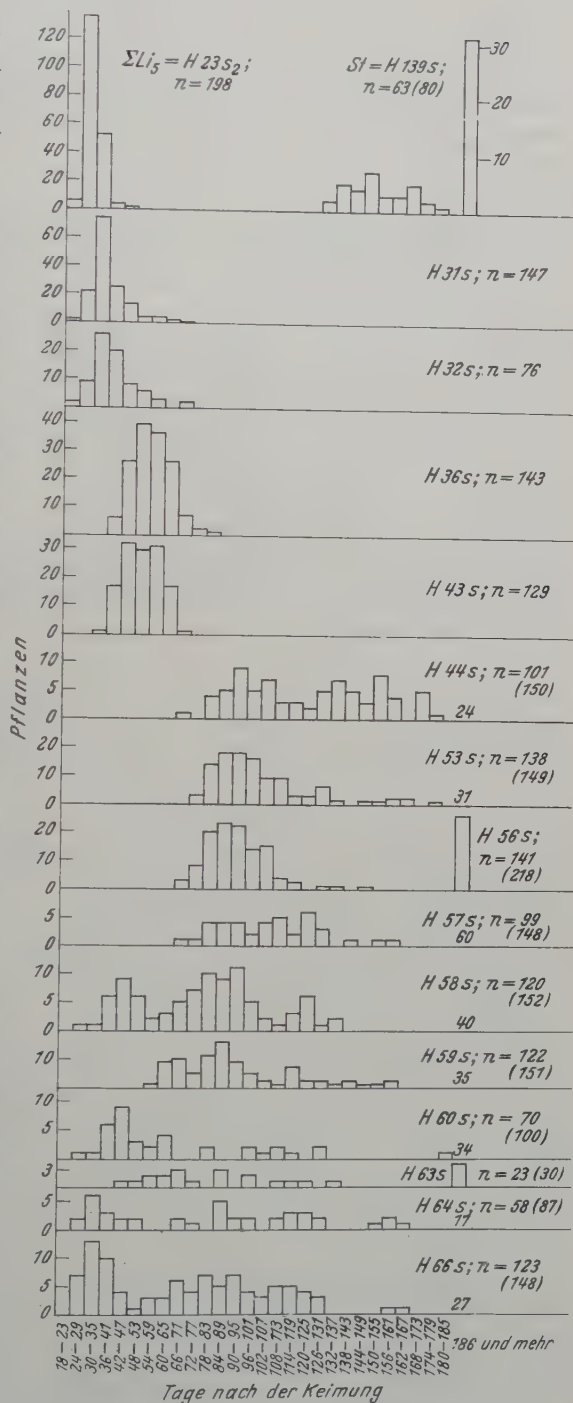


Abb. 7. Blühdaten (in 6 Tage-Klassen) verschiedener  $F_3$ -Familien im Vergleich mit  $Li_5$  und  $St.$  Aussaat vom 29. 6. 55. Gewächshauskultur.  $n$  = Zahl der ausgewerteten Pflanzen. Wo eine Anzahl Pflanzen während des Versuches einging, ist die Zahl der ursprünglich pikierten in Klammern angegeben

Ähnliches gilt auch für die Familie H 32s<sup>1</sup>, die ebenso wie bei der Aussaat vom 15. 4. 55 (Aufzucht im wesentlichen im Gewächshaus) im Durchschnitt später blühte als die *Li*<sub>5</sub>-Pflanzen; auch bildeten die H 32s-Pflanzen an der Hauptachse mehr Blätter aus als die *Li*<sub>5</sub>-Kontrollen (Tabelle 11). Die Familien H 31s und H 32s stimmen dagegen annähernd überein.

Tabelle 11. Mittleres Blühalter ( $\bar{x}$ ) und mittlere Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse ( $\bar{z}$ ) bei der *Li*<sub>5</sub>-Familie H 134s und den *F*<sub>3</sub>-Familien H 31s und H 32s (Aussaat vom 29. 6. 55)

| Saatgut | n   | $\bar{x}$ | $\frac{\Sigma}{(\bar{x}-x)^2}$ | P                                | n   | $\bar{z}$ | $\frac{\Sigma}{(\bar{z}-z)^2}$ | P                                |
|---------|-----|-----------|--------------------------------|----------------------------------|-----|-----------|--------------------------------|----------------------------------|
| H 134s  | 149 | 28,5      | 1509                           | } } } <0,0002<br><0,0002<br>0,15 | 148 | 10,89     | 388                            | } } } <0,0002<br><0,0002<br>0,02 |
| H 31s   | 147 | 35,5      | 9302                           |                                  | 145 | 13,86     | 5391                           |                                  |
| H 32s   | 76  | 37,2      | 6337                           |                                  | 70  | 15,84     | 1821                           |                                  |

Merklich später als die *Li*<sub>5</sub>-, H 31s- und H 32s-Pflanzen blühten die H 36s- und H 43s-Pflanzen, die sich zwar hinsichtlich des mittleren Blühalters (52,9 bzw. 50,1 Tage) ein wenig unterschieden ( $P = 0,0035$ ), aber bezüglich der Zahl der Stengelblätter (nur diese wurden gezählt: 5,7 bzw. 6,1) einander praktisch gleichen ( $P = 0,2$ ). In Abb. 7 fällt die H 43s-Familie durch das ungewöhnlich breite Maximum der Blühalterkurve auf, das sich durch drei 6 Tage-Klassen erstreckt. Der Einschnitt der H 43s-Kurve in Abb. 6 (Aussaat vom 15. 4. 55) kehrt hier nicht wieder.

Ein noch wesentlich späterer Blühbeginn (60 und mehr Tage nach der Keimung) charakterisiert die *F*<sub>3</sub>-Familien H 44s, H 53s, H 56s, H 57s und H 59s. Die Blühalterkurven dieser *F*<sub>3</sub>-Familien mit Ausnahme von H 57s haben ihr Maximum 84—95 Tage nach der Keimung. Ein Vergleich zwischen den H 53s-Kurven in den Abb. 6 und 7 läßt vermuten, daß unter günstigeren Aufzuchtbedingungen auch die Blühalterkurven der anderen hier in Rede stehenden *F*<sub>3</sub>-Familien ein ausgeprägteres Maximum hätten aufweisen können.

Die Kurven von H 58s und H 60s enthalten in ihrem Anfangsteil ein Maximum, dessen Lage etwa der der Kurvenmaxima von H 36s und H 43s entspricht; die Anfangsmaxima der H 64s- und der H 66s-Kurve koinzidieren dagegen mit den Gipfeln der H 31s- und H 32s-Kurven. Im einzelnen beziehen sich die Anfangsmaxima bei H 58s und H 64s auf etwa 16%, bei H 60s auf rund 22% und bei H 66s auf 25,4% der pikierten Pflanzen. — Das zweite Maximum dieser Kurven ist relativ flach gestreckt (bzw. im Falle von H 60s überhaupt nicht ausgeprägt) und entspricht ungefähr dem der Familien H 53s, H 56s und H 59s (vgl. oben). Der weitere Kurvenverlauf gibt keine Aufschlüsse über die genetischen Verhältnisse, da während der Spätherbst- und Wintermonate infolge der geringen Tageslänge und der niederen Temperatur nur wenige Pflanzen zur Blütenbildung kamen.

Die ersten *St*-Pflanzen gelangten erst am 12. 11. 55, 131 Tage nach der Keimung, zur Blüte, also mehr als 50 Tage später als die ersten Pflanzen irgendeiner *F*<sub>3</sub>-Familie derselben Aussaat. Alle hier geprüften *F*<sub>3</sub>-Familien unterschieden sich demnach wiederum von den beiden Ausgangsrassen.

<sup>1</sup> Bei 10 der hier in Rede stehenden 76 H 32s-Pflanzen wurden Schmalblättrigkeit und weitgehende Sterilität beobachtet (vgl. REINHOLZ [1947, S. 24] bei der früh-sommerannuellen *Arabidopsis*-Rasse *Enkheim*). Auch schon die Pflanze H 32 hatte viele sterile Früchte.

Tabelle 12. Mittleres Blühalter ( $\bar{x}$ ) und mittlere Zahl der Blätter an der Hauptachse ( $\bar{z}$ ) bzw. der Stengelblätter ( $\bar{a}$ ) bei den  $F_3$ -Familien H 31s, H 36s und H 43s sowie der  $Li_5$ -Familie H 134s unter Konstanzraum- (K) und Gewächshausbedingungen (G)

Aussaat vom 29. 6. 55.

| Saatgut |   | n   | $\bar{x}$ | $\Sigma(\bar{x}-x)^2$ | P            | n   | $\bar{z}$ | $\Sigma(\bar{z}-z)^2$ | P            |
|---------|---|-----|-----------|-----------------------|--------------|-----|-----------|-----------------------|--------------|
| H 134s  | K | 10  | 27,8      | 50                    | >0,3         | 10  | 12,20     | 32                    | 0,043        |
| H 134s  | G | 149 | 28,5      | 1509                  |              | 148 | 10,89     | 388                   |              |
| H 31s   | K | 146 | 36,2      | 23405                 | >0,3         | 142 | 13,40     | 6965                  | >0,3         |
| H 31s   | G | 147 | 35,5      | 9302                  |              | 145 | 13,86     | 5391                  |              |
|         |   | n   | $\bar{x}$ | $\Sigma(\bar{x}-x)^2$ | P            | n   | $\bar{a}$ | $\Sigma(\bar{a}-a)^2$ | P            |
| H 36s   | K | 20  | 76,6      | 9643                  | $\ll 0,0002$ | 20  | 9,6       | 755                   | $\ll 0,0002$ |
| H 36s   | G | 143 | 52,9      | 9634                  |              | 143 | 5,7       | 699                   |              |
| H 43s   | K | 19  | 83,5      | 10455                 | $\ll 0,0002$ | 19  | 10,1      | 435                   | <0,0002      |
| H 43s   | G | 129 | 50,1      | 6955                  |              | 126 | 6,1       | 1118                  |              |

b) **Konstanzraumkultur.** Wie schon auf S. 266 erwähnt, verblieb ein Teil der Aussaaten vom 29. 6. 55 auch nach dem Pikieren im Konstanzraum. Es handelte sich dabei um 146 H 31s-Pflanzen (pikiert am 18. 7.) und je 10 oder 20 Pflanzen der  $F_3$ -Familien H 36s, H 43s, H 44s, H 53s, H 56s und H 57s sowie der  $Li_5$ -Familie H 134s (pikiert am 20. 7.). Die Temperatur des Konstanzraumes betrug im Juli 1955 etwa  $25 \pm 2^\circ$ , von August bis Anfang September  $26 \pm 2^\circ$ , von Mitte September bis Mitte Oktober wieder  $25 \pm 2^\circ$ , von Mitte Oktober bis Anfang November  $22 \pm 1^\circ$  und von Mitte November an etwa  $20 \pm 1^\circ$ .

Die mittleren Blattzahlen und das mittlere Blühalter der Familien H 134s, H 31s, H 36s und H 43s sind in Tabelle 12 den unter Gewächshausbedingungen erzielten Ergebnissen gegenübergestellt. Bei den  $Li_5$ -Pflanzen (H 134s) und bei der Familie H 31s haben die unterschiedlichen Aufzuchtbedingungen praktisch keinen Einfluß auf die Mittelwerte. Die denkbare Verzögerung der Blütenbildung durch die geringere Lichtintensität und -menge unter Konstanzraumbedingungen wird offenbar durch die höhere Durchschnittstemperatur annähernd kompensiert. Für die H 31s-Pflanzen scheint dies allerdings nur mit Einschränkungen zu gelten: Bei etwa gleichem mittlerem Blühalter wie im Gewächshaus ist die Streuung der Blühdaten im Konstanzraum größer, das Maximum der Blühalterkurve flacher als im Gewächshaus, was mit der relativen Vermehrung der Früh- und Spätblüher zusammenhängt (Abb. 8). Die stärkere Streuung hat zur Folge, daß die Differenz gegenüber  $Li_5$  (H 134s) unter diesen Bedingungen nicht gesichert ist ( $P = 0,04$ ). Im Vergleich zur Aussaat vom 26. 2. 55 (vgl. S. 262) ergibt sich sowohl für  $Li_5$  als auch für H 31s unter Zugrundelegung der Mittelwerte eine Verminderung des Blühalters (bei  $Li_5$  von 34,2 auf 30,8 Tage, bei H 31s von 40,3 auf 38,2 Tage, von der Aussaat an gerechnet) sowie der Zahl der Blätter an der Hauptachse (bei  $Li_5$  von 14,7 auf 12,2; bei H 31s von 20,7 auf 13,4). Diese

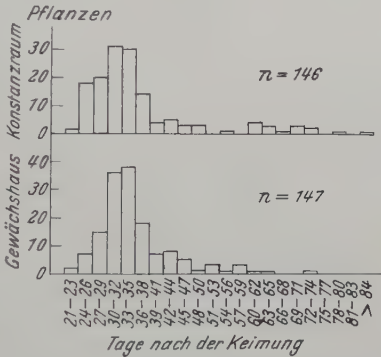


Abb. 8. Blühdaten der  $F_3$ -Familie H 31s unter Gewächshaus- und Konstanzraumbedingungen. Aussaat vom 29. 6. 55. n = Zahl der Versuchspflanzen

Entwicklungsbeschleunigung dürfte auf der höheren Aufzuchttemperatur beruhen. Nur ein kleiner Teil der H 31s-Pflanzen, der bei der Mittelwertbildung kaum ins Gewicht fällt, ist nennenswert gehemmt. Bei der Aussaat vom 26. 2. 55 blühten z. B. die fünf letzten H 31s-Pflanzen nach 56, 57, 57, 58 und 62 Tagen, bei jener vom 29. 6. 55 dagegen erst nach 74, 76, 76, 80 und 95 Tagen (vom Datum der Aussaat an gerechnet).

Eine weitere Steigerung des Blühalters unter Konstanzraumbedingungen ist bei den  $F_3$ -Familien H 36s und H 43s festzustellen, mit der eine entsprechende

Tabelle 13. Mittleres Blühalter, von der Keimung an gerechnet ( $\bar{x}$ ), bei den bis zum 12. 1. 56 zur Blüte gelangten Pflanzen (F) der  $F_3$ -Familien H 44s, H 53s, H 56s und H 57s unter Konstanzraum- (K) und Gewächshausbedingungen (G)

Aussaat vom 29. 6. 55.

| Saatgut |   | n   | F          | $\bar{x}$ | $\Sigma(\bar{x}-x)^2$ | P            |
|---------|---|-----|------------|-----------|-----------------------|--------------|
| H 44s   | K | 20  | 11 = 55 %  | 156,2     | 5186                  | < 0,0002     |
| H 44s   | G | 101 | 77 = 76 %  | 119,8     | 60965                 |              |
| H 53s   | K | 20  | 9 = 45 %   | 146,9     | 6083                  | $\ll 0,0002$ |
| H 53s   | G | 137 | 107 = 78 % | 101,2     | 39601                 |              |
| H 56s   | K | 20  | 7 = 35 %   | 151,3     | 1488                  | $\ll 0,0002$ |
| H 56s   | G | 121 | 115 = 95 % | 92,0      | 19447                 |              |
| H 57s   | K | 10  | 6 = 60 %   | 163,5     | 1149                  | $\ll 0,0002$ |
| H 57s   | G | 99  | 39 = 39 %  | 106,8     | 15755                 |              |

Erhöhung der Zahl der Stengelblätter verbunden ist.

Die größte Steigerung des Blühalters unter den Bedingungen des Konstanzraumes weisen die restlichen 4  $F_3$ -Familien auf (Tabelle 13). Bis zum Versuchsschluß am 12. 1. 56 war bei den Gewächshauskulturen in der Regel ein größerer Prozentsatz von Pflanzen zur Blüte gelangt, deren mittleres Blüh-

alter mit 92—120 Tagen auch durchweg geringer ( $P < 0,0002$ ) war als bei den Konstanzraumpflanzen (147—164 Tage). Die Wiedergabe von Blattzahlen erübrigt sich, da sich bei vielen Pflanzen zuerst eine Blüte an einem Bereicherungstrieb öffnete und bei den übrigen die Zahl der Stengelblätter stark streute.

**e) Vernalisationsversuch.** Samen von 6  $F_3$ -Familien (H 31s, H 32s, H 36s, H 43s, H 44s und H 53s) sowie von der Rasse *St* (H 139s) wurden am 29. 6. 55 ausgesät und vom 30. 6. ab bei  $+2 \pm 1,5^\circ \text{C}$  vernalisiert. Am 18. 8. wurden zur Kontrolle unvernalisierte Samen gleicher Herkunft sowie von *Li*<sub>5</sub> (H 134s) ausgesät; als die aus diesen hervorgegangenen Keimlinge etwa die gleiche Länge erreicht hatten wie die im Kühlschrank befindlichen, wurde deren Vernalisation am 22. 8. (also nach 53 Tagen) beendet. Fortan wurden alle Pflanzen dieses Versuches im Konstanzraum kultiviert. Um Devernalisation möglichst zu vermeiden, wurden die Aussaatschalen mit den vernalisierten und unvernalisierten Pflanzen am Rande der Stelage unter der Beleuchtungsanlage aufgestellt (wo die Temperatur  $22 \pm 1^\circ \text{C}$  nicht überschritt) und nur untereinander, nicht aber mit gleichzeitig kultivierten Pflanzen anderer Versuche umgestellt. Bei der Auswertung der Versuche wurde das Blühalter in allen Fällen vom 18. 8. ab gerechnet.

An dem Ergebnis (Tabelle 14) ist besonders bemerkenswert, daß die  $F_3$ -Familien H 31s, H 32s, H 36s und H 43s durch die Kältebehandlung hinsichtlich Blühalter und Blattzahlen weitgehend der sommerannuellen Ausgangsrasse angeglichen wurden. Bei allen genannten Familien wurde das Blühalter auf etwa 30 Tage, die Zahl der Rosettenblätter auf etwa 8 und die der Blätter an der Hauptachse insgesamt auf etwa 11 herabgesetzt. Auch die geringste Verminderung des Blühalters (bei H 31s) ist mit  $P = 0,0006$  gut gesichert.

Bei den  $F_3$ -Familien H 44s und H 53s sowie bei H 139s (*St*) war die Wirkung der Kältebehandlung wesentlich geringer. Infolge starker Streuung ist die

Tabelle 14. Mittleres Blühalter, von der Aussaat der unvernalisierten Pflanzen am 18. 8. an gerechnet ( $\bar{x}$ ), mittlere Zahl der Rosettenblätter ( $\bar{y}$ ), der Stengelblätter ( $\bar{a}$ ) und der Blätter an der Hauptachse insgesamt ( $z$ ) bei vernalisierten (V) und unvernalisierten Pflanzen (U) von sechs  $F_3$ -Familien und den beiden Ausgangsrassen  $Li_5$  (= H134s) und  $St$  (= H139s)

Je Gruppe 20 Pflanzen; F Zahl der hiervon bis zum 8. 3. 56 zur Blüte gelangten und ausgewerteten Pflanzen.

| Saatgut |   | F  | $\bar{x}$ | $\sum (\bar{x}-x)^2$ | $\bar{y}$         | $\sum (\bar{y}-y)^2$ | $\bar{a}$         | $\sum (\bar{a}-a)^2$ | $\bar{z}$         | $\sum (\bar{z}-z)^2$ |
|---------|---|----|-----------|----------------------|-------------------|----------------------|-------------------|----------------------|-------------------|----------------------|
| H134s   | U | 20 | 31,8      | 359                  | 8,2               | 45                   | 2,3               | 5,12                 | 10,5              | 47                   |
| H31s    | V | 20 | 29,0      | 57                   | 8,1               | 40                   | 3,1               | 1,8                  | 11,2              | 42                   |
| H31s    | U | 20 | 43,6      | 5572                 | 14,8              | 1956                 | 2,5               | 87,0                 | 17,3              | 2799                 |
| H32s    | V | 20 | 30,1      | 84                   | 8,3               | 29                   | 3,0               | 6,0                  | 11,3              | 41                   |
| H32s    | U | 20 | 53,0      | 16547                | 18,0 <sup>1</sup> |                      | 4,2               | 354                  | 20,6 <sup>1</sup> |                      |
| H36s    | V | 20 | 32,4      | 236                  | 8,3               | 128                  | 2,7               | 6,6                  | 11,0              | 119                  |
| H36s    | U | 20 | 135,5     | 31636                |                   |                      | 12,5              | 211                  |                   |                      |
| H43s    | V | 20 | 31,3      | 194                  | 7,8               | 94                   | 2,8               | 7,8                  | 10,6              | 115                  |
| H43s    | U | 20 | 96,5      | 7591                 |                   |                      | 8,4               | 127                  |                   |                      |
| H44s    | V | 19 | 58,2      | 14642                |                   |                      | 5,3               | 322                  |                   |                      |
| H44s    | U | 10 | 164,5     | 2884                 |                   |                      | 13,0 <sup>2</sup> | 122                  |                   |                      |
| H53s    | V | 11 | 92,4      | 32734                |                   |                      | 7,1 <sup>3</sup>  | 191                  |                   |                      |
| H53s    | U | 1  | 169       | —                    |                   |                      | 20                | —                    |                   |                      |
| H139s   | V | 17 | 120,1     | 12419                |                   |                      | 12,3 <sup>4</sup> | 72                   |                   |                      |
| H139s   | U | 0  | —         | —                    |                   |                      | —                 | —                    |                   |                      |

Tabelle 15. Mittlere und maximale Gewächshaustemperatur, erstere ermittelt aus den täglichen Temperaturen um 7, 14 und 21 Uhr

| Periode         | Mittlere Temperatur (° C) | Maximale Temperatur (° C) | Periode         | Mittlere Temperatur (° C) | Maximale Temperatur (° C) |
|-----------------|---------------------------|---------------------------|-----------------|---------------------------|---------------------------|
| 27. 3.—1. 4. 56 | 21,5                      | 27,8                      | 9.—15. 7. 56    | 23,0                      | 35,5                      |
| 2.—8. 4. 56     | 20,2                      | 31,9                      | 16.—22. 7. 56   | 22,3                      | 33,4                      |
| 9.—15. 4. 56    | 21,8                      | 32,0                      | 23.—29. 7. 56   | 22,9                      | 37,2                      |
| 16.—22. 4. 56   | 21,5                      | 30,2                      | 30. 7.—5. 8. 56 | 21,3                      | 38,2                      |
| 23.—29. 4. 56   | 22,2                      | 30,0                      | 6.—12. 8. 56    | 20,6                      | 43,5                      |
| 30. 4.—6. 5. 56 | 22,0                      | 31,9                      | 13.—19. 8. 56   | 22,4                      | 42,0                      |
| 7.—13. 5. 56    | 22,9                      | 33,2                      | 20.—26. 8. 56   | 19,8                      | 33,6                      |
| 14.—20. 5. 56   | 21,2                      | 29,0                      | 27. 8.—2. 9. 56 | 22,0                      | 40,8                      |
| 21.—27. 5. 56   | 23,4                      | 33,7                      | 3.—9. 9. 56     | 23,2                      | 38,8                      |
| 28. 5.—3. 6. 56 | 22,6                      | 36,2                      | 10.—16. 9. 56   | 22,7                      | 34,0                      |
| 4.—10. 6. 56    | 22,5                      | 31,6                      | 17.—23. 9. 56   | 23,9                      | 32,3                      |
| 11.—17. 6. 56   | 21,4                      | 33,8                      | 24.—30. 9. 56   | 23,0                      | 31,7                      |
| 18.—24. 6. 56   | 19,8                      | 30,1                      | 1.—7. 10. 56    | 21,4                      | 32,3                      |
| 25. 6.—1. 7. 56 | 21,2                      | 32,4                      | 8.—14. 10. 56   | 24,0                      | 31,9                      |
| 2.—8. 7. 56     | 23,4                      | 36,8                      | 15.—18. 10. 56  | 23,5                      | 29,5                      |

Differenz zwischen den Werten für H 44s und H 53s nicht gesichert, wogegen sich beide  $F_3$ -Familien von der  $St$ -Familie H 139s hinsichtlich der Blattzahl (H 44s auch bezüglich des Blühalters) signifikant unterscheiden.

Unklar bleiben die Gründe für die starke Verzögerung des Blühens bei den unvernalisierten H36s-Pflanzen und für die geringe Blühwilligkeit der vernalisierten H53s-Pflanzen.

<sup>1</sup> Nur 18 Pflanzen ausgewertet (die beiden zuletzt blühenden blieben unberücksichtigt).

<sup>2</sup> Nur 9 Pflanzen ausgewertet (eine weitere blühte zuerst an einem Bereicherungstrieb).

<sup>3</sup> Nur 10 Pflanzen ausgewertet.

<sup>4</sup> Nur 15 Pflanzen ausgewertet (bei zwei weiteren war die Hauptachse gestauht).

## 4. Aussaat vom 8. 3. 56

Die letzte der 4  $F_3$ -Aussaaten fand am 8. 3. 56 wiederum im Konstanzraum (Temperatur  $20 \pm 1^\circ \text{C}$ ) statt. Es handelte sich dabei um Selbstungsnachkommenschaften der  $F_2$ -Pflanzen H54, H55, H61, H62, H65, H67—H75 und H77. Zu Vergleichszwecken wurden außerdem

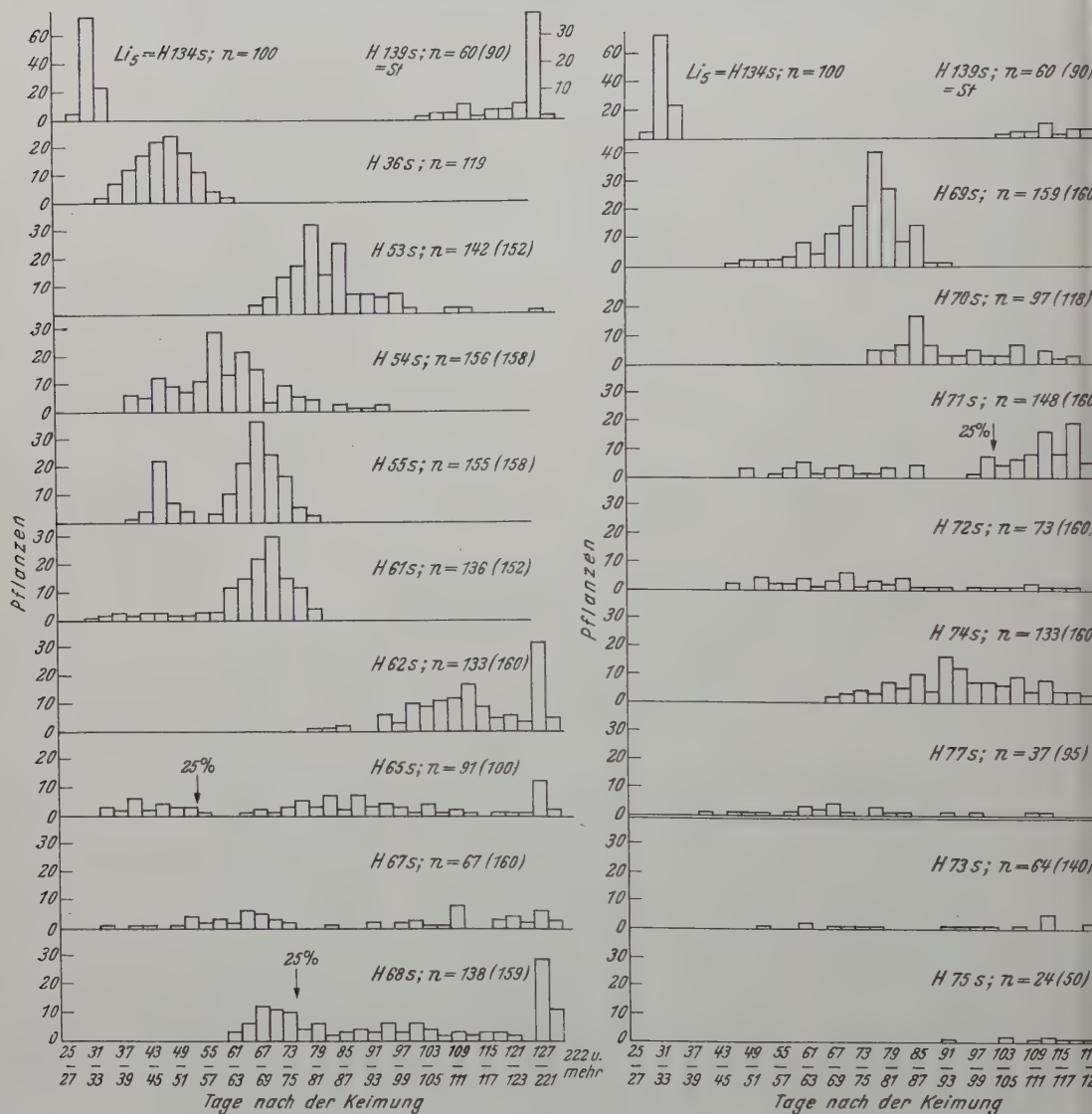


Abb. 9. Blühdaten (in 3 Tage-Klassen) verschiedener  $F_3$ -Familien im Vergleich mit  $Li_5$  und  $St$ . Aussaat vom 8. 3. 56. Gewächshauskultur.  $n$  = Zahl der ausgewerteten Pflanzen. Wo eine Anzahl Pflanzen während des Versuches einging, ist die Zahl der ursprünglich pikierten in Klammern angegeben

Samen beider Ausgangsrassen ( $H134s = Li_5$  und  $H139s = St$ ) sowie Samen der  $F_2$ -Pflanzen H36 und H53 ausgesät. Die Keimung erfolgte durchweg am 11. 3. Am 27./28. 3. wurden je 150—160 Keimlinge in eine Kiste pikiert und weiterhin im Gewächshaus aufgezogen, über dessen Temperatur Tabelle 15 unterrichtet. Leider gingen etliche Pflanzen infolge Pilz-, Schnecken- oder Nematodenbefall vor der Blütenbildung zugrunde (vgl. Abb. 9).

Hinsichtlich der Ergebnisse, soweit sie das Blühalter betreffen, sei auf Abb. 9 verwiesen. Ihr ist vor allem zweierlei zu entnehmen:

1. Alle hier neu in die Untersuchung einbezogenen  $F_3$ -Familien (vielleicht mit Ausnahme von H 69s) weisen eine Spaltung oder doch wenigstens eine derartige Streuung auf, daß in keinem Falle (außer H 69s) mit Homozygotie zu rechnen ist. Infolgedessen stimmt auch mit der winterannuellen Ausgangsrasse *St* keine der untersuchten  $F_3$ -Familien überein.

2. Selbst wenn man von den Pflanzen der Familien H 73s und H 75s absieht, deren Entwicklung möglicherweise durch Pilzbefall ein wenig verzögert wurde, bleiben immer noch einige Familien, wie H 72s und H 77s, von denen ein größerer Prozentsatz von Pflanzen als bei *St* selbst bei Versuchsschluß am 18. 10. noch keine Blütenanlagen aufwies. Im Hinblick darauf, daß in den Nachkommenchaften frühblühender  $F_2$ -Pflanzen auch Individuen mit einem geringeren Blühalter als dem der sommerannuellen Rasse  $Li_5$  auftraten, erscheint dies nicht erstaunlich.

Bemerkenswert ist dagegen die klare 1:3-Spaltung in der Familie H 55s. Das Blühalter des zuerst blühenden Viertels stimmt nahezu mit dem der Familie H 36s überein (vgl. Tabelle 16), wogegen die übrigen  $\frac{3}{4}$  der H 55s-Pflanzen keiner der nichtspaltenden  $F_3$ -Familien entsprechen.

Tabelle 16. Mittleres Blühalter (von der Keimung an gerechnet,  $\bar{x}$ ) und mittlere Zahl der Stengelblätter ( $\bar{a}$ ) bei den  $F_3$ -Familien H 36s, H 53s, H 55s und H 69s sowie bei der  $Li_5$ -Familie H 134s und der *St*-Familie H 139s

Pflanzen, die zuerst an einem Bereicherungstrieb blühten, wurden bei der Ermittlung der Zahl der Stengelblätter nicht berücksichtigt.

| Saatgut | n   | $\bar{x}$ | $\Sigma (\bar{x} - x)^2$ | P             | n   | $\bar{a}$ | $\Sigma (\bar{a} - a)^2$ | P       |
|---------|-----|-----------|--------------------------|---------------|-----|-----------|--------------------------|---------|
| H 134s  | 100 | 32,6      | 183                      |               | 100 | 3,47      | 81                       |         |
| H 36s   | 119 | 49,2      | 4012                     |               | 118 | 6,42      | 883                      |         |
| H 53s   | 142 | 83,4      | 12023                    | 0,13          | 113 | 19,27     | 2318                     | 0,10    |
| H 55s   | 38  | 47,7      | 277                      |               | 38  | 7,21      | 127                      |         |
|         | 117 | 67,9      | 2216                     | $\leq 0,0002$ | 105 | 15,43     | 1377                     | 0,006   |
| H 69s   | 159 | 74,8      | 10876                    |               | 152 | 17,55     | 4038                     |         |
| H 139s  | 59  | 130,8     | 12718                    |               | 15  | 24,67     | 648                      | 0,00035 |

## VI. $St \times Li_5, F_4$

Die  $F_4$ -Aussaaten hatten nur verhältnismäßig geringen Umfang. Teils bezweckten sie die Feststellung der genetischen Einheitlichkeit von  $F_3$ -Familien bezüglich des Blühalters und der Blattzahlen, teils interessierte besonders die Übereinstimmung frühblühender  $F_4$ -Familien mit der sommerannuellen Ausgangsrasse.

### 1. Aussaat vom 29. 6. 55

Die in der Aussaat vom 29. 6. 55 inbegriffenen  $F_4$ -Familien sind in Tabelle 17 aufgeführt, die auch über Abstammungsverhältnisse, Ernte-, Keim- und Pikierdaten unterrichtet. Aus den beiden ersten Spalten geht hervor, aus welchen  $F_3$ -Familien und aus welchen Aussaaten die Mutterpflanzen der einzelnen  $F_4$ -Familien entnommen wurden. In Abb. 6 sind die Blühalterklassen der als Mutterpflanzen von  $F_4$ -Familien benutzten  $F_3$ -Pflanzen durch Pfeile markiert.

Tabelle 17. *Herkunft, Ernte- und Keimdaten der am 29. 6. 55 ausgesäten F<sub>4</sub>-Samen und Kontrollen sowie Pikierdaten der aus ihnen hervorgegangenen Keimlinge*

| F <sub>3</sub> -<br>Familie         | F <sub>3</sub> -<br>Aussaat | Blühdatum der<br>F <sub>4</sub> -Mutterpflanze | F <sub>4</sub> -<br>Familie | Ernte-<br>Datum        | Keim-<br>Datum | Pikier-<br>Datum |
|-------------------------------------|-----------------------------|------------------------------------------------|-----------------------------|------------------------|----------------|------------------|
| H23s<br>(= <i>Li</i> <sub>5</sub> ) | 15. 4. 55                   | 15. 5. = früh<br>27. 5. = spät                 | H134s<br>H141s              | 10. 6. 55<br>25. 6. 55 | 2. 7.<br>7. 7. | 19. 7.<br>19. 7. |
| H31s                                | 26. 2. 55                   | 1. 4. = früh<br>24. 4. = spät                  | H99s<br>H126s               | 23. 4. 55<br>27. 5. 55 | 1. 7.<br>2. 7. | 16. 7.<br>18. 7. |
| H35s                                | 26. 2. 55                   | 5. 4. = früh<br>5. 5. = mittel                 | H101s<br>H122s              | 23. 4. 55<br>7. 6. 55  | 2. 7.<br>1. 7. | 18. 7.<br>16. 7. |
| H42s                                | 26. 2. 55                   | 9. 4. = früh<br>7. 5. = mittel                 | H103s<br>H127s              | 2. 5. 55<br>10. 6. 55  | 1. 7.<br>2. 7. | 18. 7.<br>19. 7. |
| H33s                                | 15. 4. 55                   | 19. 5. = früh                                  | H130s                       | 18. 6. 55              | 3. 7.          | 19. 7.           |
| H34s                                | 15. 4. 55                   | 20. 5. = früh                                  | H128s                       | 18. 6. 55              | 3. 7.          | 19. 7.           |
| H36s                                | 15. 4. 55                   | 25. 5. = früh                                  | H147s                       | 28. 6. 55              | 4. 7.          | 19. 7.           |
| H39s                                | 15. 4. 55                   | 18. 5. = früh                                  | H131s                       | 13. 6. 55              | 2. 7.          | 18. 7.           |
| H41s                                | 15. 4. 55                   | 18. 5. = früh                                  | H132s                       | 15. 6. 55              | 3. 7.          | 19. 7.           |
| H43s                                | 15. 4. 55                   | 30. 5. = früh                                  | H146s                       | 28. 6. 55              | 4. 7.          | 19. 7.           |
| H47s                                | 15. 4. 55                   | 19. 5. = früh                                  | H133s                       | 10. 6. 55              | 2. 7.          | 19. 7.           |
| H48s                                | 15. 4. 55                   | 20. 5. = früh                                  | H137s                       | 18. 6. 55              | 4. 7.          | 19. 7.           |
| H52s                                | 15. 4. 55                   | 21. 5. = früh                                  | H136s                       | 15. 6. 55              | 3. 7.          | 19. 7.           |

Hinsichtlich Aussaat und Aufzucht wurde mit den F<sub>4</sub>-Aussaaten vom 29. 6. 55 ebenso verfahren wie mit den F<sub>3</sub>-Aussaaten vom gleichen Tage. Der größte Teil wurde im Gewächshaus kultiviert (Abschnitt a), ein kleiner Teil wieder im Konstanzraum (Abschnitt b). Das Blühalter wurde der größeren Genauigkeit wegen wie bei den entsprechenden F<sub>3</sub>-Aussaaten von dem Tage an gerechnet, an dem der größte Teil der Samen keimte.

a) **Gewächshauskultur**<sup>1</sup>. Das Blühdatum der Pflanze H 99 fällt in das Maximum der Blühalter-Verteilungskurve der am 26. 2. 55 ausgesäten H 31s-Pflanzen; H 126 kam dagegen als zweitletzte der 188 Pflanzen dieser H 31s-Aussaat zur Blüte. In Tabelle 18 sind die Blühdaten der H 99s- und H 126s-Pflanzen denen der gleichfalls am 29. 6. 55 ausgesäten H 31s-Pflanzen gegenübergestellt. Überraschenderweise zeigt sich, daß beide F<sub>4</sub>-Familien im Durchschnitt früher blühten als die F<sub>3</sub>-Familie H 31s. Das späte Blühen der F<sub>3</sub>-Pflanze H 126 scheint demnach modifikativ bedingt gewesen zu sein. Besonders bemerkenswert ist, daß die H 99s-Pflanzen, deren Blühalter-Verteilungskurve auffallend unsymmetrisch ist, im Durchschnitt sogar fast 4 Tage früher blühten als die *Li*<sub>5</sub>-Pflanzen. Man wird daraus schließen dürfen, daß zum Erbgut der Rasse *St* auch ein bei *Li*<sub>5</sub> fehlender, den Eintritt der Blüte beschleunigender Faktor gehört, der sich aber normalerweise, d. h. in Gegenwart der für das Kältebedürfnis verantwortlichen Gene, nicht manifestieren kann. — Bezüglich der Blattzahlen, für die im wesentlichen das gleiche wie für das Blühalter gilt, sei auf Tabelle 18 verwiesen. Auf alle Fälle läßt sich nunmehr sagen, daß die F<sub>2</sub>-Pflanze H 31 in bezug auf mindestens ein für das Blühalter mitverantwortliches Gen heterozygot gewesen sein muß.

Die Mutterpflanzen der F<sub>4</sub>-Familien H 101s und H 122s gehörten der H 35s-Aussaat vom 26. 2. 55 an. Der tiefe Einschnitt in der Blühalter-Verteilungskurve von H 101s (Abb. 10) dürfte  $\pm$  zufälliger Natur sein; bei einer andersartigen Einteilung der 3 Tage-Klassen des Blühalters würde er vollkommen verschwinden. In bezug auf mittleres Blühalter und Gesamtzahl der Blätter an der Hauptachse

<sup>1</sup> Bezüglich der *Li*<sub>5</sub>-Familien H134s und H141s vgl. S. 266/267.

entsprachen die H 101s-Pflanzen ziemlich genau der  $F_3$ -Familie H 31s, nur war die Streuung wesentlich geringer (Tabelle 18). — Die Blühdaten der H 122s-Pflanzen verteilten sich dagegen auf einen Zeitraum von über 100 Tagen. Das erste Viertel der Blühalterkurve hebt sich von den restlichen etwa 75% einigermaßen deutlich ab und weist ein Maximum auf, das zwischen den Maxima der entsprechenden Kurven für  $Li_5$  und H 31s liegt.

Die Mutterpflanzen der  $F_4$ -Familien H 103s und H 127s gehörten zu der H 42s-Aussaat vom 26. 2. 55. Für den Einschnitt in der H 103s-Blühalterkurve (Abb. 10) gilt dasselbe wie für den der im vorigen Absatz besprochenen Familie H 101s: Bei einer anderen Einteilung der Blühalterklassen träte er nicht in Erscheinung. Der Mittelwert des Blühalters stimmt praktisch mit dem der  $Li_5$ -Familie H 134s überein (Tabelle 18). Die Zahl der Blätter an der Hauptachse ist dagegen deutlich geringer als bei  $Li_5$ . Die Standfestigkeit der H 103s-Pflanzen ist übrigens auf-

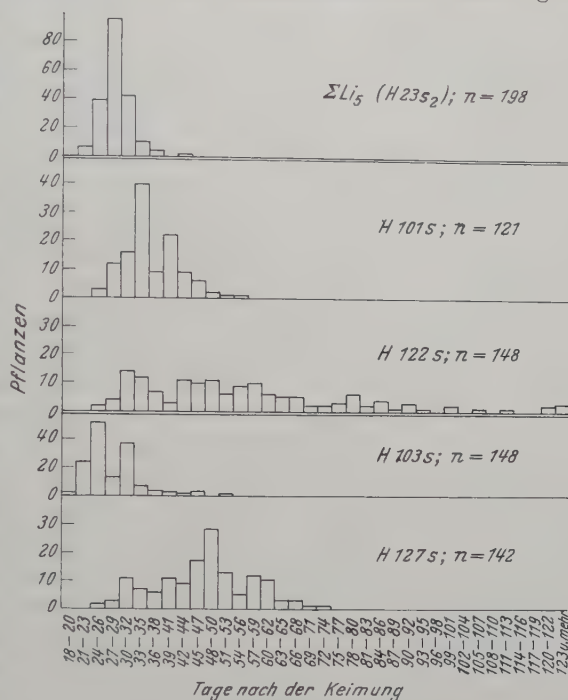


Abb. 10. Vergleich einiger  $F_4$ -Familien untereinander und mit  $Li_5$ . Aussaat vom 29. 6. 55. Gewächshauskultur.  
n = Zahl der Versuchspflanzen

Tabelle 18. Mittleres Blühalter ( $\bar{x}$ ) und mittlere Zahl der Blätter an der Hauptachse ( $\bar{z}$ ) bei verschiedenen  $F_4$ -Familien im Vergleich mit der  $F_3$ -Familie H 31s und der  $Li_5$ -Familie H 134s

| Saatgut | n   | $\bar{x}$ | $\frac{\Sigma(\bar{x}-x)^2}{n}$ | P        | n                | $\bar{z}$ | $\frac{\Sigma(\bar{z}-z)^2}{n}$ | P        |
|---------|-----|-----------|---------------------------------|----------|------------------|-----------|---------------------------------|----------|
| H 101s  | 121 | 36,0      | 3983                            | > 0,3    | 121              | 13,57     | 814                             | > 0,3    |
| H 31s   | 147 | 35,5      | 9302                            |          | 145              | 13,86     | 5391                            |          |
| H 99s   | 147 | 24,8      | 2787                            |          | 131              | 8,03      | 218                             |          |
| H 126s  | 152 | 31,0      | 7772                            |          | 148              | 13,65     | 5878                            |          |
| H 134s  | 149 | 28,5      | 1509                            | > 0,3    | 148              | 10,89     | 388                             | < 0,0002 |
| H 103s  | 148 | 28,2      | 4855                            |          | 137              | 9,38      | 140                             |          |
| H 130s  | 133 | 32,8      | 4500                            |          | 133              | 15,05     | 1652                            |          |
| H 128s  | 115 | 30,0      | 2856                            |          | 141 <sup>1</sup> | 12,51     | 647                             |          |
| H 131s  | 92  | 29,5      | 1805                            | < 0,0002 | 141 <sup>1</sup> | 12,86     | 480                             | < 0,0002 |
| H 132s  | 153 | 32,3      | 2543                            |          | 149              | 15,62     | 698                             |          |
| H 133s  | 61  | 25,7      | 1127                            |          | 76 <sup>1</sup>  | 9,96      | 237                             |          |
| H 137s  | 117 | 28,0      | 1298                            |          | 130 <sup>1</sup> | 10,00     | 176                             |          |
| H 136s  | 159 | 35,2      | 4460                            | < 0,0002 | 159              | 12,99     | 683                             | < 0,0002 |
| H 134s  | 149 | 28,5      | 1509                            |          | 148              | 10,89     | 388                             |          |

<sup>1</sup> Hier sind auch nachträglich gekeimte Pflanzen berücksichtigt, die bei der Feststellung des mittleren Blühalters nicht ausgewertet worden waren.

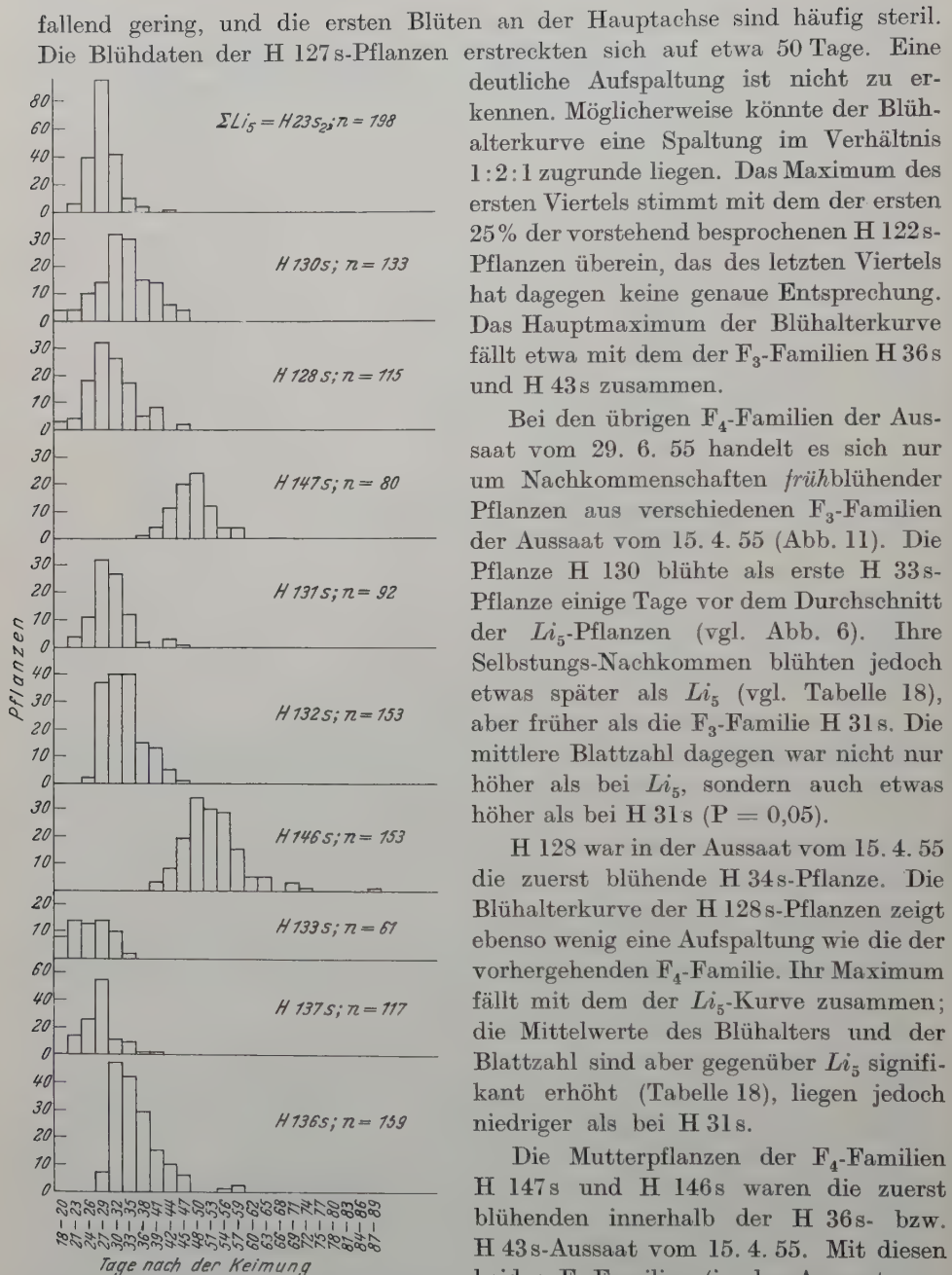


Abb. 11. Blühdaten (in 3 Tage-Klassen) weiterer  $F_4$ -Familien. Aussaat vom 29. 6. 55. Gewächshauskultur. n = Zahl der Versuchspflanzen

3 von 4 Fällen signifikant (Tabelle 19). Daß die Nachkommen der relativ früh blühenden Pflanze H 146 im Durchschnitt etwas später blühten als die H 43s-

Pflanzen, legt die Vermutung nahe, daß hier modifikative Einflüsse eine Rolle spielten. Jedenfalls läßt sich mit hoher Wahrscheinlichkeit sagen, daß die  $F_2$ -Pflanzen H 36 und H 43 in bezug auf die Blühalter-Hauptgene homozygot und identisch gewesen sein werden.

Tabelle 19. Vergleich des mittleren Blühalters ( $\bar{x}$ ) und der mittleren Zahl der Stengelblätter ( $\bar{a}$ ) bei den  $F_4$ -Familien H 146 s und H 147 s und den  $F_3$ -Familien H 36 s und H 43 s

| Saatgut | n   | $\bar{x}$ | $\Sigma(\bar{x}-x)^2$ | P        | n   | $\bar{a}$ | $\Sigma(\bar{a}-a)^2$ | P      |
|---------|-----|-----------|-----------------------|----------|-----|-----------|-----------------------|--------|
| H 147 s | 80  | 48,0      | 1429                  | < 0,0002 | 80  | 4,8       | 245                   | 0,0027 |
| H 36 s  | 143 | 52,9      | 9634                  |          | 143 | 5,7       | 699                   |        |
| H 146 s | 153 | 52,4      | 6559                  | 0,007    | 151 | 6,3       | 792                   | 0,55   |
| H 43 s  | 129 | 50,1      | 6955                  |          | 126 | 6,1       | 1118                  |        |

Die beiden Pflanzen H 131 und H 132 blühten am 18. 5. 55 und waren damit die ersten Blüher der  $F_3$ -Familien H 38 s und H 41 s, deren Aufblühdaten sich über den gleichen Zeitraum erstreckten. Dennoch unterscheiden sich beide  $F_4$ -Familien deutlich (Tabelle 18).

Die Mutterpflanzen der 3  $F_4$ -Familien H 133 s, H 137 s und H 136 s entstammten jeweils dem zuerst blühenden Viertel der im Verhältnis 1:2:1 bzw. 1:3 aufspaltenden  $F_3$ -Familien H 47 s, H 48 s und H 52 s. H 133 s weist für Blühalter und Zahl der Blätter merklich geringere Werte auf als H 134 s ( $Li_5$ ). H 137 s entspricht bezüglich des Blühalters  $Li_5$ , bezüglich der Blattzahl dagegen H 133 s. H 136 s (deren Blühalterkurve in Abb. 11 bei einer anderen Klasseneinteilung viel weniger unsymmetrisch wäre) übertrifft  $Li_5$  in beiden Werten und erreicht beinahe H 31 s (Tabelle 18).

Zusammenfassend lassen sich die bisher untersuchten  $F_4$ -Familien, soweit sie nicht aufspalten, in 5 Gruppen gliedern:

1. Die  $F_4$ -Familien der ersten Gruppe blühen früher als die (früh-) sommerannuelle Ausgangsrasse  $Li_5$  (Blühalter etwa 25 Tage: H 99 s, H 133 s).

2. Die der zweiten Gruppe gleichen bezüglich des Blühalters etwa  $Li_5$  (Blühalter etwa 29 Tage: H 103 s, H 137 s).

3. Die der dritten Gruppe blühen etwas später als die  $Li_5$ -Pflanzen, aber früher als der Durchschnitt der H 31 s-Pflanzen (Blühalter etwa 32 Tage: H 126 s, H 128 s, H 130 s, H 131 s, H 132 s).

4. Die Familien der vierten Gruppe ähneln im Blühalter der  $F_3$ -Familie H 31 s (Blühalter etwa 36 Tage: H 101 s, H 136 s).

5. Die der fünften Gruppe fallen in dieselbe Kategorie wie die  $F_3$ -Familien H 36 s und H 43 s (Blühalter etwa 50 Tage: H 146 s, H 147 s).

b) **Konstanzraumkultur.** Auch von einigen  $F_4$ -Familien wurden Pflanzen nach dem Pikieren im Konstanzraum weitergezogen. Bezüglich Einzelheiten der Kultur sei auf S. 269 verwiesen. Hier interessieren nur die Ergebnisse, verglichen mit jenen der Gewächshauspflanzen. Wie aus Tabelle 20 hervorgeht, haben bei den hier untersuchten, nicht aufspaltenden, früh-sommerannuellen  $F_4$ -Familien die unterschiedlichen Temperatur- und Beleuchtungsbedingungen kaum einen nennenswerten Einfluß auf Blühalter und Blattzahl. Die im Konstanzraum auf-

gezogenen Gruppen umfaßten in der Regel auch zu wenig Pflanzen, als daß die ohnehin geringen und zum Teil in entgegengesetzter Richtung liegenden Unterschiede hätten statistisch gesichert werden können. Es gilt also Ähnliches wie für die früher besprochene  $F_3$ -Familie H31s.

Tabelle 20. Mittleres Blühalter ( $\bar{x}$ ) und mittlere Zahl der Blätter an der Hauptachse ( $\bar{z}$ ) bei den  $F_4$ -Familien H99s, H103s, H126s und H136s sowie der  $L_5$ -Familie H134s unter Konstanzraum- (K) und Gewächshausbedingungen (G)

Aussaat vom 29. 6. 55.

| Saatgut |   | n   | $\bar{x}$ | $\frac{\sum(\bar{x}-x)^2}{n}$ | P      | n   | $\bar{z}$ | $\frac{\sum(\bar{z}-z)^2}{n}$ | P        |
|---------|---|-----|-----------|-------------------------------|--------|-----|-----------|-------------------------------|----------|
| H99s    | K | 133 | 26,2      | 2331                          | 0,0006 | 131 | 8,17      | 212                           | > 0,3    |
| H99s    | G | 147 | 24,8      | 2787                          |        | 131 | 8,03      | 218                           |          |
| H103s   | K | 10  | 28,0      | 14                            | > 0,3  | 10  | 10,1      | 19                            | 0,016    |
| H103s   | G | 148 | 28,2      | 4855                          |        | 137 | 9,38      | 140                           |          |
| H134s   | K | 10  | 27,8      | 50                            | > 0,3  | 10  | 12,2      | 32                            | 0,04     |
| H134s   | G | 149 | 28,5      | 1509                          |        | 148 | 10,89     | 388                           |          |
| H126s   | K | 10  | 26,2      | 50                            | 0,04   | 10  | 11,0      | 44                            | 0,2      |
| H126s   | G | 152 | 31,0      | 7772                          |        | 148 | 13,65     | 5878                          |          |
| H136s   | K | 10  | 31,9      | 123                           | 0,06   | 10  | 15,9      | 63                            | < 0,0002 |
| H136s   | G | 159 | 35,2      | 4460                          |        | 159 | 12,99     | 683                           |          |

## 2. Aussaat vom 8. 3. 56

Gleichzeitig mit einer Reihe von  $F_3$ -Familien wurden am 8. 3. 56 auch wieder verschiedene  $F_4$ -Familien ausgesät. Die Samen, über deren Herkunft man Tabelle 21 vergleiche, keimten durchweg am 11./12. 3.; die Keimlinge wurden am 28. 3. wie üblich pikiert. Bezüglich der Aufzuchtbedingungen sei auf S. 272 verwiesen. Das Blühalter wird der größeren Genauigkeit wegen vom Keimdatum an gerechnet.

Tabelle 21. Herkunft, Ernte- und Keimdaten der am 8. 3. 56 ausgesäten Samen

| $F_3$ -Familie | $F_3$ -Aussaat | Blühdatum der $F_4$ -Mutterpflanze | $F_4$ -Familie | Ernte-Datum | Keim-Datum |
|----------------|----------------|------------------------------------|----------------|-------------|------------|
| H32s           | 15. 4. 55      | 18. 5. = früh                      | H129s          | 13. 6. 55   | 11. 3.     |
|                |                | 14. 6. = spät                      | H170s          | 14. 7. 55   | 11. 3.     |
| H37s           | 15. 4. 55      | 18. 5. = früh                      | H135s          | 13. 6. 55   | 11. 3.     |
|                |                | 26. 5. = weniger früh              | H149s          | 28. 6. 55   | 11. 3.     |
| H38s           | 15. 4. 55      | 23. 5. = früh                      | H143s          | 18. 6. 55   | 11. 3.     |
|                |                | 17. 6. = spät                      | H168s          | 14. 7. 55   | 11. 3.     |
| H45s           | 15. 4. 55      | 24. 5. = früh                      | H142s          | 18. 6. 55   | 12. 3.     |
|                |                | 26. 6. = spät                      | H161s          | 3. 8. 55    | 11. 3.     |
| H46s           | 15. 4. 55      | 28. 5. = früh                      | H144s          | 25. 6. 55   | 12. 3.     |
|                |                | 25. 6. = spät                      | H155s          | 3. 8. 55    | 11. 3.     |
| H48s           | 15. 4. 55      | 1. 7. = weniger spät               | H174s          | 3. 8. 55    | 11. 3.     |
|                |                | 7. 7. = spät                       | H172s          | 3. 8. 55    | 11. 3.     |
| H49s           | 15. 4. 55      | 24. 5. = früh                      | H138s          | 25. 6. 55   | 12. 3.     |
|                |                | 24. 6. = spät                      | H159s          | 26. 7. 55   | 11. 3.     |
| H50s           | 15. 4. 55      | 12. 6. = früh                      | H151s          | 13. 7. 55   | 11. 3.     |
|                |                | 26. 6. = spät                      | H154s          | 10. 9. 55   | 11. 3.     |

Wie Abb. 12 zeigt, stimmen nur die beiden  $F_4$ -Familien H151s und H154s hinsichtlich des Blühalters annähernd überein. In allen anderen Fällen, in denen

Tabelle 21 (Fortsetzung)

| F <sub>3</sub> -<br>Familie | F <sub>3</sub> -<br>Aussaat | Blühdatum der<br>F <sub>4</sub> -Mutterpflanze | F <sub>4</sub> -<br>Familie | Ernte-<br>Datum       | Keim-<br>Datum   |
|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------------------------|-----------------------------|-----------------------|------------------|
| H 51 s                      | 15. 4. 55                   | 11. 6. = früh<br>26. 6. = spät                 | H 152 s<br>H 153 s          | 13. 7. 55<br>3. 8. 55 | 11. 3.<br>11. 3. |
| H 33 s                      | 15. 4. 55                   | 22. 6. = spät                                  | H 171 s                     | 26. 7. 55             | 11. 3.           |
| H 35 s                      | 26. 2. 55                   | 10. 6. = spät                                  | H 150 s                     | 7. 7. 55              | 11. 3.           |
| H 42 s                      | 26. 2. 55                   | 24. 5. = mittel                                | H 180 s                     | 25. 7. 55             | 11. 3.           |
| H 58 s                      | 29. 6. 55                   | 27. 7. = früh                                  | H 181 s                     | 16. 8. 55             | 11. 3.           |
| H 60 s                      | 29. 6. 55                   | 29. 7. = früh                                  | H 182 s                     | 23. 8. 55             | 12. 3.           |
| H 64 s                      | 29. 6. 55                   | 30. 7. = früh                                  | H 187 s                     | 19. 9. 55             | 11. 3.           |
| H 66 s                      | 29. 6. 55                   | 27. 7. = früh                                  | H 183 s                     | 10. 9. 55             | 12. 3.           |

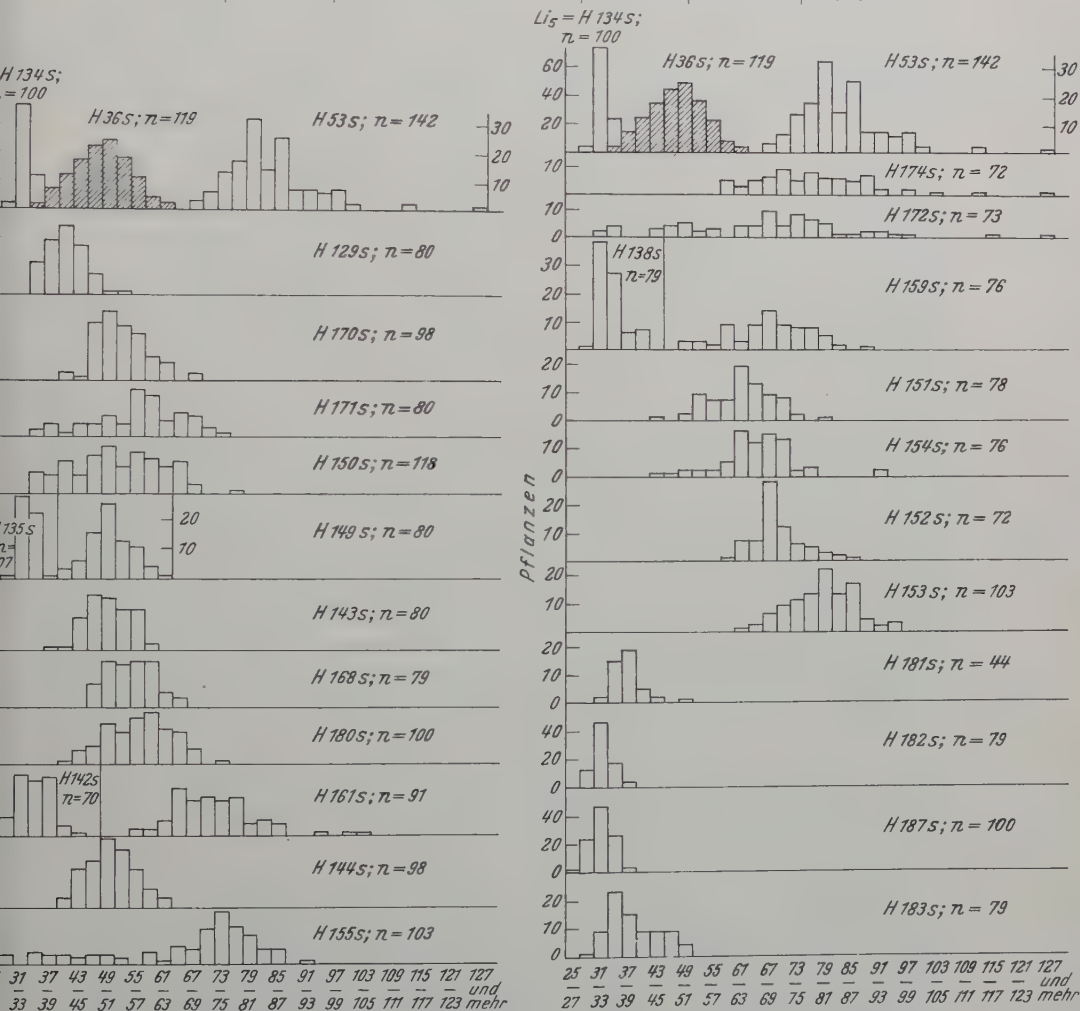


Abb. 12. Blühdaten (in 3 Tage-Klassen) verschiedener F<sub>4</sub>-Familien, verglichen mit denen der Li<sub>5</sub>-Familie H 134 s sowie der F<sub>3</sub>-Familien H 36 s und H 53 s. Aussaat vom 8. 3. 56. Gewächshauskultur. n = Zahl der Versuchspflanzen. In der obersten Teilfigur bezieht sich die linke Skala auf das Diagramm „Li<sub>5</sub> = H 134“, die rechte auf die beiden anderen Diagramme

je 2 F<sub>4</sub>-Familien aus der Nachkommenschaft einer F<sub>2</sub>-Pflanze verglichen wurden, herrschen signifikante Unterschiede, so daß auf Heterozygotie der betreffenden

F<sub>2</sub>-Pflanzen (H32, H37s, H38, H45 und H51) geschlossen werden kann (vgl. Tabelle 22). Dasselbe gilt auch für diejenigen Fälle, in denen jeweils eine von zwei zusammengehörigen F<sub>4</sub>-Familien eine Aufspaltung oder wenigstens stärkere Streuung erkennen läßt, während die andere eine deutlich eingipfelige Verteilungskurve des Blühalters ergibt (F<sub>2</sub>-Pflanzen H33<sup>1</sup>, H35<sup>1</sup>, H46 und H49). Endlich sind auch die Spätblüher der F<sub>3</sub>-Familie H48 genetisch uneinheitlich.

Tabelle 22. Mittleres Blühalter ( $\bar{x}$ ) und mittlere Zahl der Stengelblätter ( $\bar{a}$ ) bei verschiedenen F<sub>4</sub>-Familien im Vergleich mit den F<sub>3</sub>-Familien H36s, H53s und H55s (Spätblüher)

Aussaat vom 8. 3. 56.

| Saatgut | n   | $\bar{x}$ | $\frac{\Sigma}{(\bar{x}-x)^2}$ | P        | n   | $\bar{a}$ | $\frac{\Sigma}{(\bar{a}-a)^2}$ | P      |
|---------|-----|-----------|--------------------------------|----------|-----|-----------|--------------------------------|--------|
| H36s    | 119 | 49,2      | 4012                           | < 0,0002 | 118 | 6,38      | 947                            | 0,0015 |
| H129s   | 80  | 40,8      | 1308                           |          | 80  | 4,09      | 255                            |        |
| H170s   | 98  | 52,2      | 2578                           |          | 97  | 9,98      | 760                            |        |
| H135s   | 107 | 33,2      | 252                            |          |     |           |                                |        |
| H149s   | 80  | 50,6      | 1472                           |          | 80  | 6,85      | 498                            |        |
| H143s   | 80  | 50,1      | 1411                           | < 0,0002 | 80  | 9,09      | 729                            | > 0,3  |
| H168s   | 79  | 54,8      | 1714                           |          | 78  | 10,38     | 380                            |        |
| H144s   | 98  | 50,8      | 2153                           |          | 94  | 9,22      | 1473                           |        |
| H180s   | 100 | 56,4      | 4358                           |          | 99  | 13,37     | 2664                           |        |
| H151s   | 78  | 62,0      | 3207                           |          | 73  | 16,61     | 1265                           |        |
| H154s   | 76  | 65,5      | 4555                           | 0,04     | 71  | 17,17     | 1476                           | > 0,3  |
| H55sII  | 117 | 67,9      | 2216                           | 0,007    | 105 | 15,43     | 1377                           |        |
| H152s   | 72  | 69,7      | 2156                           | 0,014    | 68  | 18,31     | 1029                           |        |
| H153s   | 103 | 80,6      | 4982                           | < 0,0002 | 100 | 13,41     | 1387                           |        |
| H53s    | 142 | 83,4      | 12023                          | 0,011    | 113 | 19,06     | 2318                           |        |

Ähnliches wie für das Blühalter gilt auch bezüglich der Blattzahlen, bei deren Ermittlung wieder diejenigen Pflanzen unberücksichtigt blieben, die zuerst an einem Bereicherungstrieb blühten. Bemerkenswert ist, daß mehrere F<sub>4</sub>-Familien mit ähnlichem Blühalter wie die zur Kontrolle mitkultivierte F<sub>3</sub>-Familie H36s (H143s, H144s, H170s und H168s im Gegensatz zu H149s) erheblich mehr Stengelblätter entwickelten als H36s, während bei H153s die Zahl der Stengelblätter geringer war, als dem hohen Blühalter entsprochen hätte (Tabelle 22). Gleichartige Abweichungen von einer strengen Korrelation finden sich auch bei den früh blühenden F<sub>4</sub>-Familien (Tabelle 23): So ist bei H135s und bei H142s das Blühalter höher, die Zahl der Blätter an der Hauptachse geringer als bei der Li<sub>5</sub>-Kontrolle. Ob in solchen Fällen Modifikationen vorliegen oder ob am Zustandekommen der Blattzahlen außer den für das Blühalter maßgeblichen Genen noch weitere Erbfaktoren beteiligt sind, läßt sich allein auf Grund der vorliegenden Versuche noch nicht entscheiden.

Tabelle 23. Mittleres Blühalter ( $\bar{x}$ ) und mittlere Zahl der Blätter an der Hauptachse ( $\bar{z}$ ) bei verschiedenen F<sub>4</sub>-Familien im Vergleich mit der Li<sub>5</sub>-Familie H134s

Aussaat vom 8. 3. 56.

| Saatgut | n   | $\bar{x}$ | $\frac{\Sigma}{(\bar{x}-x)^2}$ | P        | n   | $\bar{z}$ | $\frac{\Sigma}{(\bar{z}-z)^2}$ | P        |
|---------|-----|-----------|--------------------------------|----------|-----|-----------|--------------------------------|----------|
| H187s   | 100 | 32,20     | 413                            | > 0,3    | 100 | 14,69     | 297                            | < 0,0002 |
| H134s   | 100 | 32,58     | 183                            |          | 100 | 16,79     | 395                            |          |
| H182s   | 79  | 32,60     | 393                            |          | 79  | 18,18     | 433                            |          |
| H135s   | 107 | 33,20     | 252                            |          | 107 | 15,50     | 241                            |          |
| H138s   | 79  | 34,4      | 547                            |          | 79  | 18,26     | 508                            |          |
| H142s   | 70  | 34,76     | 715                            | < 0,0002 | 70  | 15,61     | 443                            | 0,0003   |
| H181s   | 44  | 37,6      | 465                            |          | 44  | 18,11     | 189                            |          |
| H183s   | 79  | 38,9      | 2242                           |          | 79  | 18,45     | 438                            |          |

<sup>1</sup> Vgl. F<sub>4</sub>-Aussaat vom 29. 6. 55 (S. 274—276)!

In Anlehnung an die Aufgliederung der schon früher analysierten  $F_4$ -Familien (S. 277) können wir bei der Aussaat vom 8. 3. 56 *hinsichtlich des Blühalters* folgende Gruppen nicht aufspaltender Familien unterscheiden:

1. Früher als  $Li_5$  blühte H187s (Signifikanz herrscht allerdings nur hinsichtlich der geringeren Blattzahl).
2. H182s glich  $Li_5$  im Blühalter.
3. H135s, H138s und H142s blühten wenig später als  $Li_5$ .
4. H181s und H183s, vielleicht auch noch H129s dürften H31s entsprechen haben.
5. H143s, H144s und H149s blühten praktisch zur selben Zeit wie H36s.
6. H168s, H170s und H180s unterschieden sich nur geringfügig, aber signifikant von H36s.
7. H151s, H152s und H154s nehmen eine Mittelstellung zwischen H36s und H53s ein; sie entsprechen am ehesten den Spätblüher der  $F_3$ -Familie H55s.
8. H153s differierte nicht nennenswert von H53s.

### VII. Besprechung der Ergebnisse

Bei der Auswertung unserer Versuche fällt erschwerend ins Gewicht, daß es sich bei der Blütenbildung der beiden von uns benutzten Rassen von *Arabidopsis thaliana* insofern nur um ein rein quantitativ erfaßbares Merkmal handelt, als unter einigermaßen ausreichenden Beleuchtungsbedingungen selbst Pflanzen der winterannuellen Rasse *St* bei einer Aufzuchttemperatur von etwa 20° C nach längerer Zeit auch ohne Kältebehandlung zum Blühen kommen. Die Streuung ist dabei aber so groß, daß sich einerseits die Blühdaten genetisch identischer Pflanzen über 6 und mehr Wochen verteilen können. Andererseits bringt es der quantitative Charakter des untersuchten Merkmals mit sich, daß auch genetisch verschiedene Pflanzen gleichzeitig blühen können. Hinzu kommt die Möglichkeit, daß das Blühalter auch noch durch andere Außenfaktoren außer der Temperatur, vor allem durch die Beleuchtungsverhältnisse, modifiziert wird, wie es besonders die  $F_1$ - und  $F_2$ -Resultate zeigten.

Dennoch ergab sich mit großer Deutlichkeit, daß am Zustandekommen des Blühalters im allgemeinen und des Kältebedürfnisses im besonderen bei *Arabidopsis thaliana* mehrere Gene beteiligt sind. Am klarsten tritt dies bei den verschiedenen  $F_3$ - und  $F_4$ -Aussaaten vom 15. 4. und 29. 6. 55 sowie vom 8. 3. 56 in Erscheinung. Unter diesen finden sich einerseits  $F_3$ -Familien, wie H36s und H43s, sowie  $F_4$ -Familien, wie H146s und H147s, deren Mutterpflanzen offenbar in bezug auf ein bei  $Li_5$  in einem anderen Allel vorliegendes Blühalter-Hauptgen homozygot waren und deren Blühalter durch 53tägige Vernalisation bei +2° von > 47 auf 30 Tage herabgesetzt wurde. Das für dieses Verhalten maßgebliche Hauptgen wollen wir *Kryophila* (*Kry*) nennen (+<sup>Kry</sup> = kein Kältebedürfnis)<sup>1</sup>. Den Blühdaten der  $F_3$ -Familie H39s nach zu schließen, könnte deren Mutterpflanze in bezug auf dieses Gen heterozygot gewesen sein. Trifft dies zu, so wäre aus dem Kurvenverlauf in Abb. 6 zu folgern, daß *Kry* bei Heterozygotie unvollständig dominant ist.

Eine andere Gruppe von Pflanzen, vertreten unter anderem durch die  $F_3$ -Familie H53s und die Spätblüher aus den aufspaltenden Familien H47s, H48s

<sup>1</sup> Auch im folgenden betrachten wir bei der Benennung von Genen jeweils  $Li_5$  als Standardform.

und H52s, blüht noch später als die soeben besprochenen, aber früher als die *St*-Pflanzen. Die geringe Streuung der Blühdaten der am 15. 4. 55 ausgesäten H53s-Pflanzen deutet darauf hin, daß auch hier Homozygotie in bezug auf ein Blühalter-Hauptgen herrscht, das sich von dem der im vorigen Absatz besprochenen Familien unterscheidet und bei  $Li_5$  gleichfalls durch ein anderes Allel vertreten ist. Wir nennen dieses Hauptgen *Frigida* (*Fri*;  $+^{Fri}$  = kein Kältebedürfnis). Bei Heterozygotie (H47s, H48s und H52s) verhält sich *Fri* nahezu vollständig dominant. Das durch dieses Gen bewirkte Kältebedürfnis ist größer als das durch *Kry* bestimmte, was sich bei unvernaliserten Pflanzen in höherem Blühalter und bei vernalisierten in einer geringeren Wirkung einer 53tägigen Kältebehandlung manifestiert.

Bei *St* sind schließlich Blühalter und Kältebedürfnis noch größer; die Wirkungen von *Kry* und *Fri* addieren sich hier (additive Polygenie). Die Annahme zweier Hauptgene für das Kältebedürfnis bei *St* harmonisiert auch mit dem Ergebnis der Rückkreuzungen (S. 259).

Neben diesen Hauptgenen, in denen sich  $Li_5$  von *St* unterscheidet, sind noch einige weniger wirksame Gene am Zustandekommen des Blühalters beteiligt. Am deutlichsten ist dies bei jenen  $F_4$ -Familien, die früher blühten als die sommerannuelle Ausgangsrasse (H99s, H133s). Der für dieses Verhalten zuständige Faktor sei *juvenilis* (*juv*) genannt ( $+^{juv}$  = keine Herabsetzung des Blühalters). Da die durch ihn bedingte Blühbeschleunigung nur gering ist (etwa 3—4 Tage), ist Heterozygotie in bezug auf dieses Gen schwer zu erkennen, weshalb auch nichts Sicheres über die Dominanzverhältnisse gesagt werden kann. Ob bei spät-sommerannuellen und winterannuellen Familien bezüglich dieses Faktors Kryptomerie vorliegt oder eine additive Wirkung eintritt, läßt sich gleichfalls wegen der geringen Wirkung schwer entscheiden.

Gene, die nur ein geringes Kältebedürfnis bewirken, waren z. B. bei den  $F_3$ -Familien H31s und H32s im Spiele. Auch hier boten sich noch keine Ansatzpunkte für eine genauere Analyse, zumal wenigstens bei H31 wahrscheinlich Heterozygotie in bezug auf *juv* vorlag. Dagegen manifestierte sich in der  $F_3$ -Familie H55s ein Zusatzgen, das bei der Aussaat vom 8. 3. 56 eine nahezu ideale 1:3-Spaltung zwischen den mittleren Blühaltern von 47,7 und 67,9 Tagen bewirkte, wobei die Frühblüher der  $F_3$ -Familie H36s glichen.

Unter Beiseitelassung dieser Modifikatoren lassen sich wenigstens für eine Reihe von  $F_2$ -Pflanzen der Aussaat vom 23. 10. 54 Genformeln aufstellen, die in der folgenden Übersicht zusammengefaßt sind.

|        |                                                           |     |                                                   |           |                                                   |
|--------|-----------------------------------------------------------|-----|---------------------------------------------------|-----------|---------------------------------------------------|
| $Li_5$ | $\frac{+^{Kry} +^{Fri} +^{juv}}{+^{Kry} +^{Fri} +^{juv}}$ | H31 | $\frac{+^{Kry} +^{Fri} +^{juv}}{+^{Kry} +^{Fri}}$ | H36       | $\frac{+^{Kry} +^{Fri}}{+^{Kry} +^{Fri}}$         |
| H39    | $\frac{+^{Kry} +^{Fri}}{+^{Kry} +^{Fri}}$                 | H43 | $\frac{+^{Kry} +^{Fri}}{+^{Kry} +^{Fri}}$         | H47       | $\frac{+^{Kry} +^{Fri} +^{juv}}{+^{Kry} +^{Fri}}$ |
| H48    | $\frac{+^{Kry} +^{Fri}}{+^{Kry} +^{Fri}}$                 | H51 | $\frac{+^{Kry} +^{Fri}}{+^{Kry} +^{Fri}}$         | H52       | $\frac{+^{Kry} +^{Fri}}{+^{Kry} +^{Fri}}$         |
| H53    | $\frac{+^{Kry} +^{Fri}}{+^{Kry} +^{Fri}}$                 |     |                                                   | <i>St</i> | $\frac{+^{Kry} +^{Fri} +^{juv}}{+^{Kry} +^{Fri}}$ |

Abgesehen davon, daß in diesen Genformeln die für ein geringes Kältebedürfnis verantwortlichen Modifikatoren unberücksichtigt sind, gelten noch zwei weitere Einschränkungen: Erstens war es nicht möglich, eventuell im gleichen Chromosom lokalisierte, additiv wirkende Faktoren zu unterscheiden; da bei *Arabidopsis thaliana* der Chromosomensatz nach LAIBACH (1907) nur aus  $n = 5$  Chromosomen besteht, muß mit dem Vorhandensein solcher Faktoren immerhin gerechnet werden. Zweitens ist mit diesen Formeln nichts über die genetischen Grundlagen des größeren Lichtbedürfnisses der Winterannuellen und der Spät-Sommerannuellen im Vergleich zur früh-sommerannuellen Rasse  $Li_5$  und der *juv/juv*-Pflanzen gesagt. Es muß vorläufig offenbleiben, ob diesem andere Gene zugrunde liegen als dem Kältebedürfnis oder ob es sich um eine polyphäne Genwirkung handelt.

Welche Bedeutung haben nun die genetischen Ergebnisse für unsere Vorstellungen vom Mechanismus der Vernalisation? Hinsichtlich des an anderer Stelle entwickelten Schemas der Teilprozesse der Vernalisation [NAPP-ZINN 1953 und 1957 (im Druck)] war geltend gemacht worden, daß es Unterschiede zwischen sommer- und wintereinjährigen Rassen in mehreren Genpaaren erfordere. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß diese Voraussetzung tatsächlich zutrifft: Abgesehen von den nicht näher analysierten, Kälte erfordernden Modifikatoren, wurden 3 das Blühalter beeinflussende Genpaare erkannt, von denen 2 das Kältebedürfnis hauptsächlich bestimmen ( $+Kri/Kry$  und  $+Fri/Fri$ )<sup>1</sup>.

Damit fällt zugleich neues Licht auf die Frage nach dem Unterschied zwischen winterannuellen, spät- und früh-sommerannuellen *Arabidopsis*-Rassen. Nach den Befunden von HÄRER (1947/1950) erschien es denkbar, daß nicht nur der von HÄRER analysierte Unterschied zwischen früh- und spät-sommereinjährigen Formen, sondern auch der Unterschied zwischen früh-sommerannuellen und wintereinjährigen Rassen auf multipler Allelie ein und desselben Hauptgens beruhe. Wie aber aus unseren Versuchen hervorgeht, unterscheidet sich die winterannuelle Rasse *St* von der früh-sommerannuellen Rasse  $Li_5$  in zwei kälteerfordernden Hauptgenen, die aus der Kreuzung  $St \times Li_5$  resultierenden spät-sommerannuellen  $F_3$ -Familien dagegen nur in einem solchen Gen. Es ist deshalb damit zu rechnen, daß bei spät-sommerannuellen *Arabidopsis*-Pflanzen eine

<sup>1</sup> Ähnliche Verhältnisse liegen bekanntlich bei Weizen und Gerste vor, wodurch die Existenz der sog. Wechselweizen- und Wechselgersten-Sorten ermöglicht wird, deren Kältebedürfnis geringer ist als das der ausgesprochenen Wintersorten. Auch bei Kreuzungen von Petkuser Sommer- und Winterroggen hatte PURVIS (1939) in der  $F_2$ -Generation eine komplizierte Aufspaltung gefunden, als bei monohybridem Erbgang zu erwarten gewesen wäre. — Andererseits waren aber schon CORRENS (1903, 1904) und MELCHERS (1936, 1937) bei ihren Untersuchungen über die Vererbung des ein- bzw. zweijährigen Charakters bei *Hyoscyamus* zur Annahme eines monohybriden Erbganges gelangt. Sie beschränkten sich allerdings bei ihren Versuchen auf die Analyse der  $F_2$ -Generation. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß sich unter der von CORRENS und von MELCHERS beobachteten 1:3-Aufspaltung der  $F_2$  eine kompliziertere Spaltung (unter Beteiligung von Faktoren, bezüglich derer eine Ausgangsrasse nicht reinerbig war) verbarg, eine Möglichkeit, die MELCHERS (1937, S. 576/577) durchaus offenläßt. Nach unveröffentlichten Untersuchungen von SARKAR (Max-Planck-Institut für Biologie, Abteilung Melchers) herrschen freilich bei zweijährigem *Hyoscyamus niger* andere Verhältnisse bezüglich der Abhängigkeit des Vernalisationseffektes vom Alter der Pflanzen bei Beginn der Kältebehandlung, als wir sie bei der *Arabidopsis*-Rasse *St* kennengelernt haben. Es wäre daher nicht erstaunlich, wenn auch dem Vernalisationsverhalten von *Hyoscyamus* ein anderer genetischer Mechanismus zugrunde läge als bei *Arabidopsis*.

geringere Zahl von thermolabilen Zwischenstufen in den Vernalisationsvorgang eingeschaltet ist als bei der wintereinjährigen Rasse *St*. Darauf deutet auch ein Befund von ZENKER (1955) hin, demzufolge bei der spät-sommerannuellen *Arabidopsis*-Rasse *Gr* vollständige Devernalisation nicht möglich war.

Es wäre nun noch zu klären, welches Gen im einzelnen einer Zwischenstufe bzw. einem Teilabschnitt des Vernalisationsprozesses zuzuordnen ist. Das Gen *Fri*, das das größte Kältebedürfnis bewirkt, dürfte mit der wärmeempfindlichsten Stufe ( $A_3$ ) bzw. dem Vorgang mit dem größten Temperaturkoeffizienten ( $A_3 \rightarrow X'$ ) in Zusammenhang stehen. Die Entsprechung der übrigen Gene und Teilvorgänge muß zunächst noch offenbleiben. Möglicherweise werden hierüber bereits eingeleitete Versuche Aufschluß geben, die die Abhängigkeit des Vernalisationseffektes vom Alter der Pflanzen bei Vernalisationsbeginn bei spät-sommerannuellen *Arabidopsis*-Rassen sowie bei den spät-sommereinjährigen *Fri/Fri*- und *Kry/Kry*-Familien betreffen.

### Summary

The following observations have been made on the descendants of reciprocal crosses between the early blossoming summer-annual strain  $Li_5$  and the winter-annual strain *St* of *Arabidopsis thaliana*:

1. Under favourable light conditions, the  $F_1$  generation behaved approximately intermediately with regard to age of flowering; under less favourable conditions, they were similar to *St* (incomplete dominance of the attribute "winter-annual"). In the latter case a vernalization of 4 weeks diminished the flowering age of  $F_1$  plants by about 50 days, but that of *St* plants by approximately 18 days only. There were no significant differences between reciprocal  $F_1$  hybrids.

2. Only the latest flowering fourth of the back-crosses with  $Li_5$  [ $Li_5 \times (St \times Li_5)$ ] corresponded to the first flowering fourth of the back-crosses with *St* [ $St \times (St \times Li_5)$ ] which suggests participation of two genes.

3. In the curve of distribution of the blossoming ages of  $F_2$ , the peaks which correspond to the original strains and  $F_1$  under favourable light conditions are relatively flat and connected by transitions, while the flowering date of the latest  $Li_5$  plant is separated by 3 weeks from that of the earliest  $F_1$  plant under the same conditions. Under worse illumination the peak of the first fourth of the  $F_2$  plants was 4 weeks later than that of  $Li_5$ , and those plants corresponding to  $F_1$  scarcely differed from the *St* plants again.

4. 46  $F_3$  lines were investigated which originated from the 46 first flowering  $F_2$  plants among a population of 53. There was no  $F_3$  line that would have been conform with either original strain. On the other hand, there were several late blossoming summer-annual  $F_3$  lines which could be easily separated into two groups, one of which (A) had a mean flowering age of about 52 days under favourable light conditions (sown on April 15<sup>th</sup>, 1955, grown in the greenhouse), while the other (B) flowered at the age of about 70 days. (By poor illumination the age of blossoming could be raised up to 80 respectively more than 160 days.) Other  $F_3$  lines segregated between  $Li_5$  and one of the just mentioned groups in the ratio 1:2:1 respectively 1:3. A vernalization of 53 days at +2° C diminished the flowering age to the highest degree (down to 30 days) in the A-group and to the lowest degree in *St*.

5. Some of the 42  $F_4$  lines investigated segregated with regard to flowering age. The average blossoming age of the others amounted between 24 and 81 days. In some lines the numbers of days to flowering and of leaves on the main axis were significantly lower than in  $Li_5$ .

A gene "*Kryophila*" (*Kry*) is regarded as responsible for the difference between  $Li_5$  and the  $F_3$  lines of the A-group mentioned above. The main gene that causes the difference between  $Li_5$  and the  $F_3$  lines of the B-group is named "*Frigida*" (*Fri*). The reduction of flowering age and number of leaves in some  $F_4$  lines as compared with  $Li_5$ , is attributed to a further gene, "*juvenilis*" (*juv*). There are still some other less effective genes which influence flowering age (respectively cold requirement), too.

Finally, the genetic results are discussed with regard to the author's hypotheses on the mechanism of the vernalization process (NAPP-ZINN 1953) which are strongly supported by these recent findings. It is suggested that in winter-annual *Arabidopsis thaliana* the vernalization process includes several thermolabile stages each of which may be controlled by one gene.

Die Arbeit wurde teils am Max-Planck-Institut für Biologie, Abt. Melchers, teils am Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Hohenheim durchgeführt. Den Direktoren beider Institute, den Herren Prof. Dr. H. WALTER und Prof. Dr. G. MELCHERS, danke ich für die Förderung meiner Untersuchungen. Dank gebührt ferner der „Deutschen Forschungsgemeinschaft“ sowie den Firmen Osram GmbH KG, Zweigniederlassung Stuttgart (Vorstand Herr A. LANGHEINRICH), und Robert Bosch GmbH, Stuttgart, für großzügige Unterstützung. Auch allen, die mir bei der technischen Durchführung der Versuche halfen, gilt mein aufrichtiger Dank.

### Literatur

CORRENS, C.: Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde. Ber. dtsch. bot. Ges. **21**, 195 (1903). — Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des *Hyoscyamus niger*. Ber. dtsch. bot. Ges. **22**, 517 (1904). — HÄRER, L.: Die Vererbung des Blühalters früher und später sommereinjähriger Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH. 27 S. Fiat Report Nr. 1090, 1947. Beitr. Biol. Pflanz. **28**, 1 (1950). — LAIBACH, F.: Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beih. bot. Zbl., I. Abt. **22**, 191 (1907). — Zur Ätiologie der Blütenbildung. Naturwiss. **31**, 246 (1943a). — *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH. als Objekt für genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen. Bot. Archiv **44**, 439 (1943b). — LAIBACH, F., u. A. ZENKER: Zur Kälteeinflussung der Blütenbildung bei Langtagpflanzen. Planta (Berl.) **43**, 250 (1954). — LANG, A., u. G. MELCHERS: Vernalisation und Devernalisation bei einer zweijährigen Pflanze. Z. Naturforsch. **2b**, 444 (1947). — MELCHERS, G.: Versuche zur Genetik und Entwicklungsphysiologie der Blühreife. Biol. Zbl. **56**, 567 (1936). — Die Wirkung von Genen, tiefen Temperaturen und blühenden Pfropfpartnern auf die Blühreife von *Hyoscyamus niger* L. Biol. Zbl. **57**, 568 (1937). — MELCHERS, G., u. A. LANG: Die Physiologie der Blütenbildung. Biol. Zbl. **67**, 105 (1948). — NAPP-ZINN, K.: Thermostabile und thermolabile Zwischenstadien im Vernalisationsprozeß. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 362 (1953). — Untersuchungen über das Vernalisationsverhalten einer winterannuellen Rasse von *Arabidopsis thaliana*. Im Druck 1957. — PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. (Eine neue t-Tafel.) Biol. Zbl. **63**, 152 (1943). — PURVIS, O. N.: Studies in vernalisation of cereals. V. The inheritance of the spring and winter habit in hybrids of Petkus rye. Ann. of Bot., N. S. **3**, 719 (1939). — REINHOLZ, E.: Auslösung von Röntgen-Mutationen bei *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH. und ihre Bedeutung für die Pflanzenzüchtung und Evolutionstheorie. 70 S. Fiat Report Nr. 1006, 1947. — ZENKER, A. M.: Jarowisationsuntersuchungen an sommerannuellen *Arabidopsis*-Rassen. Beitr. Biol. Pflanz. **32**, 135 (1955).

Privatdozent Dr. KLAUS NAPP-ZINN, Botanisches Institut der Universität Köln,  
Köln-Lindenthal, Gyrhofstr. 15—17

## Kurze Mitteilung

Aus dem Institut für Allgemeine Biologie der Universität Wien

### EIN NEUES *vg*-ALLEL BEI *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Von

F. MAINX

Mit 1 Textabbildung

(Eingegangen am 30. März 1957)

G. KUTSCHERA fand in einem *vg/vg*-Stamm, der seit über 15 Jahren unverändert im Laboratorium fortgezüchtet worden war, einige Fliegen mit langen, bandförmig verschmälerten Flügeln, die sich als Heterozygote erwiesen und den *vg*-Typus sowie den Normaltypus der Flügelform herauspalten ließen, in einem zunächst unklaren Zahlenverhältnis. Die Lokalisation des neuen Allels im II-Chromosom wurde durch die Einkreuzung in markierte Teststämme gesichert. Es erwies sich als ein Allel des *vg*-Locus, das durch spontane Mutation entstanden war und eine typische „partielle Rückmutation“ darstellt. Es ähnelt am meisten dem Allel *vestigial-pennant*, *vg<sup>p</sup>*, dem M. H. und M. L. HARNLY (1936) und M. H. HARNLY (1941) sorgfältige Untersuchungen gewidmet haben. Da es aber in wesentlichen Eigentümlichkeiten seiner Wirkung von diesem Allel abweicht, wurde es *vg<sup>pK</sup>*, *vestigial-pennant* KUTSCHERA, neu benannt.

Die Flügel der Homozygoten *vg<sup>pK</sup>/vg<sup>pK</sup>* gleichen in Größe, Form und Haltung fast vollkommen der Normalform von *Drosophila melanogaster*, und zwar nicht nur bei 23—25°, sondern auch bei 17 und 28°. Der einzige Unterschied ist eine Verdünnung, manchmal auch eine leichte Einkerbung des inneren Flügelrandes bei den Männchen, die bei 17° deutlicher ist als bei höheren Temperaturen. Darin unterscheidet sich das Allel von *vg<sup>p</sup>*, dessen Homozygoten oft kleine Defekte am Flügelrand zeigen, die nach Einführung des Allels in das genotypische Milieu eines *vg*-Stammes regelmäßig und verstärkt auftraten. Außerdem nahm dann die Größe der Flügel bei höheren Temperaturen deutlich ab. Die Halteren sind bei *vg<sup>pK</sup>/vg<sup>pK</sup>* und bei *vg<sup>pK</sup>/vg* stets normal ausgebildet und die Stellung der Scutellarborsten ist normal, auch im Unterschied zu den entsprechenden Zuständen von *vg<sup>p</sup>*.

Am deutlichsten ist der Unterschied in der Wirkung der beiden Allele im heterozygoten Zustand mit *vg*. Bei 23—25° ist die typische Form von *vg<sup>pK</sup>/vg* ein bandförmiger, gestreckter und in normaler Haltung getragener Flügel, mit dem die Tiere auch, wenn auch wenig wirksam, zu fliegen vermögen (Abb. 1). Die Flügelfläche erscheint vom Innenrand her bis nahe an die 4. Längsader abgeschnitten, mit der der Flügelrand jetzt parallel läuft. Die 5. Längsader ist bis auf den Basalteil und die hintere Querader ist ganz verlorengegangen. Es bleibt jedoch stets die Basis der 3. hinteren Zelle erhalten, gestützt von der 6. Längsader und dem Basalteil der 5. Längsader. Dieses proximale Viertel der Zelle zeigt den normalen Flügelrand. Die 2., 3. und 4. Längsader bleiben in voller Länge

erhalten und die Flügelspitze zeigt zwischen ihren Enden den normalen Flügelrand. Außerdem ist auch die Marginalzelle vom Außenrand her verschmälert, unter Verlust des natürlichen Randes und unter Verlust der diesen stützenden 1. Längsader bis zur Spitze der Costalzelle. Auch hier läuft der neue Rand mit der 2. Längsader parallel. Diese typische Form ist bei 23—25° bei 50—90% aller Fliegen ausgeprägt. Mit 5—30% Häufigkeit findet man Übergangsformen zur normalen Flügelform, die mit 5—20% vertreten sein kann. Asymmetrie in der Ausprägung des Merkmals ist häufig. Bei 23—25° hängt das Ausmaß der Variation in der Expressivität des Merkmals offenbar von der Dichte der Kultur und

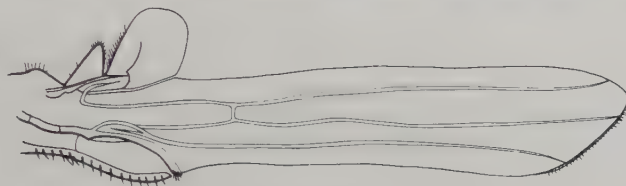


Abb. 1. Typische Form von  $vg^{pK}/vg$

unkontrollierbaren Verschiedenheiten im Nährboden ab. Vielleicht spielen aber hier auch Modifikationsfaktoren eine Rolle. Das neue Allel unterscheidet sich im heterozygoten Zustand mit *vg* demnach deutlich von  $vg^p/vg$ , wo bei 22—26° ausschließlich stark defekte Flügel, etwa von der für *vestigial-strap* typischen Form auftreten.

Noch stärker sind die Unterschiede bei Extremtemperaturen. Bei 17° zeigen alle  $vg^{pK}/vg$ -Fliegen ausnahmslos sehr schmale, aber in normaler Haltung und gestreckt getragene Flügel, die durch noch weitergehende Verluste der Flügelfläche, oft unter Einbeziehung der 4. oder der 4. und 3. Längsader charakterisiert sind und dadurch an die Form von *vestigial-strap* erinnern. Bei  $vg^p/vg$  sind jedoch bei 16° die Defekte viel geringer als bei 22—26°. Bei 28° zeigen sich bei  $vg^{pK}/vg$  in überwiegender Mehrheit ganz normale Flügel, sonst gibt es Übergangsformen zu der für 23—25° als typisch geschilderten Form, die selbst nur mit 0,5—3% Häufigkeit vertreten ist. Bei 30° sind fast bei allen Fliegen die Flügel normal, nur hier und da finden sich schwache Defekte am inneren Flügelrand. Ein Unterschied zwischen den Geschlechtern konnte nicht festgestellt werden. Bei  $vg^p/vg$  wird zwar auch bei hohen Temperaturen der Defekt geringer, ohne aber die normale Flügelform zu erreichen.

Zusammenfassend kann man sagen, daß das neue Allel  $vg^{pK}$  sowohl im homozygoten, wie auch im heterozygoten Zustand mit *vg*, in seiner Wirkung viel stärker dem Normal-Allel nahe kommt als  $vg^p$ . Außerdem zeigt die Expression des Merkmals im Gegensatz zu  $vg^p$  eine einfache Beziehung zur Temperatur in dem Sinne, daß mit steigender Temperatur eine fortschreitende Annäherung an die Wirkungsweise des Normal-Allels erfolgt. Es wäre wohl möglich, daß die Verschiedenheit der Wirkungsweise der beiden Allele auf der Anwesenheit anderer Modifikatoren beruht. Es sind diese Unterschiede jedoch so groß, daß sie wohl eher auf eine echte Verschiedenheit der beiden Allele zurückzuführen sind.

Es ist interessant, daß H. STRÖHER im hiesigen Institut ein *vg*-Allel von sehr ähnlicher Wirkung wie  $vg^{pK}$  aus der natürlichen Population der Insel Lipari

isoliert hat, neben dem gewöhnlichen, typischen *vg*-Allel. Es ist denkbar, daß Allele von der Wirkung von *vg*<sup>pK</sup> einer viel geringeren negativen Auslese unterworfen sind als *vg* und daher in natürlichen Populationen als relativ häufig zu erwarten sind.

### Literatur

HARNLY, M. H.: Flight capacity in relation to phenotypic and genotypic variations in the wings of *Drosophila melanogaster*. J. of Exper. Zool. 88, 263—273 (1941). — HARNLY, M. H., and M. L. HARNLY: The effects of the gene on growth and differentiation as shown by the temperature responses of *pennant* and its heterozygote in *Drosophila melanogaster*. J. of Exper. Zool. 74, 41—59 (1936).

Prof. Dr. F. MAINX, Institut für Allgemeine Biologie der Universität Wien

---

## Kurze Mitteilung

Aus dem Institut für Allgemeine Biologie der Universität Wien

### EIN FALL VON DOPPELTER BEFRUCHTUNG BEI *DROSOPHILA AMBIGUA* POM.

Von

F. MAINX

(Eingegangen am 30. März 1957)

Bei genanalytischen Untersuchungen an *Drosophila ambigua* fand A. KARLIK einen halbseitigen Gynandromorphen, dessen Entstehung nur durch die Annahme von doppelter Befruchtung zu erklären ist. Er trat in der  $F_2$ -Generation einer Kreuzung zwischen  $y$  (gelbe Körperfarbe) ♀ mit  $or$  (orangefarbige Augen und Ocellen) ♂ auf.  $y$  und  $or$  liegen beide im X-Chromosom mit einem Austauschprozent von etwa 4,6. Die  $F_1$ -Generation war

$$\frac{y+}{+or} \text{ ♀} \times \frac{y+}{Y} \text{ ♂}.$$

Unter 5956 Tieren der  $F_2$ -Generation traten der Gynandromorph und ein Thoraxmosaik-Männchen auf.

Die linke Körperhälfte des Gynandromorphen ist weiblich, das linke Auge von normaler Farbe und weiblicher Größe, die linke Ocelle normal gefärbt, der linke Flügel von weiblicher Größe, das linke Vorderbein ohne Geschlechtsskamm, das äußere Genitale links weiblich gestaltet. Die linke Körperhälfte und der linke Flügel zeigen das Merkmal *yellow*. Die rechte Körperhälfte ist männlich und von normaler Körperfarbe, das rechte Auge zeigt *orange* und ist von männlicher Größe, die rechte Ocelle ist hell, der rechte Flügel normal gefärbt und von männlicher Größe, das rechte Vorderbein trägt den Geschlechtsskamm, das äußere Genitale ist rechts männlich gestaltet. Entsprechend der verschiedenen Größe der beiden Körperhälften ist die Längsachse des Tieres leicht gekrümmt. Das äußere Genitale ist infolge der verschiedenen Ausgestaltung seiner Teile asymmetrisch verzogen. Die Trennungslinie zwischen der gelb gefärbten linken und der braunen rechten Körperhälfte folgt an der Dorsal- und Ventralseite des Körpers genau der Mittellinie, nur am Scutellum zeigt ihr Verlauf leichte Wellenlinien. Die mediane Ocelle zeigt eine mittlere Ausfärbung. Das innere Genitale ist rein weiblich und gleicht dem Zustand bei einem virginellen Weibchen. Die beiden Ovarien sind symmetrisch ausgebildet. Ob die Ausführungsgänge und Anhangsgebilde typisch sind, konnte nicht festgestellt werden, da der Situs erst an dem unvollkommen konservierten Tier zur Untersuchung kam. Das Verhalten des Tieres zu den beiden Geschlechtern wurde nicht geprüft.

Die Entstehung dieses Gynandromorphen ist nur durch die Annahme zu erklären, daß der Eikern und ein zweiter Richtungskörperkern getrennt von einem weibchenbestimmenden und einem männchenbestimmenden Spermium befruchtet worden sind, wodurch eine weibliche Zygote  $\frac{y+}{y+}$  und eine männliche

$\frac{+}{Y}$  entstanden sind. Diese haben die beiden symmetrischen Körperhälften aufgebaut, während die Bildung der Urgeschlechtszellen nur von der weiblichen Zygote ausging.

Das in der gleichen Generation aufgetretene Mosaiktier ist ein Männchen, auch im äußeren und inneren Genitale, mit normalen Augen und normaler Körperfarbe, nur ein Teil des Thorax zeigt die gelbe Körperfarbe und ist offenbar weiblich. Die Vorderwand des Prothorax ist normal gefärbt, auch die Ansatzstellen der Vorderbeine, die beide Geschlechtskämme tragen. Dann folgt links dorsal, gleich hinter dem Vorderrand des Thorax eine gelbe Zone, die sich über die gesamte linke Hälfte des Thorax und die linke Hälfte des Scutellums erstreckt. Der linke Flügel ist gelb und von weiblicher Größe. Rechts folgt auch gleich hinter dem Vorderrand des Thorax eine gelbe Partie, die aber dorsal nur den prothorakalen Abschnitt einnimmt und gegen den Mesothorax mit unregelmäßigen Zacken der normalen, braunen Körperfarbe weicht. Diese beherrscht weiterhin die rechte Hälfte des Thorax und des Scutellums und ist gegen die linke, gelbe Thoraxhälfte entlang der Mittellinie scharf abgegrenzt. Der rechte Flügel ist normal gefärbt und von männlicher Größe. Auch dieses Mosaik könnte man als das Ergebnis einer doppelten Befruchtung nach der Meiose des Oocytenkerns auffassen, wobei aber ein Austausch zwischen  $y$  und  $or$  in der Mutter angenommen werden muß, also ein II. Oocytenkern  $\frac{y}{+} \frac{or}{+}$ . Die weibliche Zygote  $\frac{y}{y} \frac{or}{+}$  nimmt hier offenbar nur im Gebiet des Thorax an dem Aufbau der Chimäre teil, während der übrige Körper von der männlichen Zygote  $\frac{+}{+} \frac{+}{+}$  geliefert wird.

Ein klarer Fall eines Gynandromorphen auf Grund von doppelter Befruchtung des Ei- und Richtungskörperkerns nach Austausch wurde von M. J. HOLLINGSWORTH (1955) für *Drosophila subobscura* beschrieben und neuerdings auch ein ebenso beweisender Fall für *Drosophila melanogaster* von P. E. THOMPSON (1956). Die früheren Fälle von doppelter Befruchtung als Ursache der Entstehung von Gynandromorphen bei *Drosophila subobscura* (MAYNARD SMITH 1952), *Drosophila pseudoobscura* (CREW und LAMY 1938) und *Drosophila melanogaster* (PATTERSON und STONE 1938) brachten keine eindeutigen Beweise für die Befruchtung von Ei- und Richtungskörperkern nach der Meiose, sind aber wohl auch so zu deuten. Die doppelte Befruchtung von Ei und Richtungskörper scheint bei Drosophiliden keine allzu seltene Erscheinung zu sein.

#### Literatur

CREW, F. E. A., and R. LAMY: Mosaicism in *Drosophila pseudo-obscura*. J. Genet. **37**, 211—228 (1938). — HOLLINGSWORTH, M. J.: A gynandromorph segregating for autosomal mutants in *Drosophila subobscura*. J. Genet. **53**, 131—135 (1955). — MAYNARD SMITH, J.: A new type of gynandromorph in *Drosophila subobscura*. Drosophila Information Service **26**, 110 (1952). — PATTERSON, J. T., and W. STONE: Gynandromorphs in *Drosophila melanogaster*. Univ. Texas Publ. **1938**, No 3825, 1—67. — THOMPSON, P. E.: A bilateral mosaic gynandromorph with second and third chromosomes marked. Drosophila Information Service **30**, 155 (1956).

Prof. Dr. F. MAINX, Institut für Allgemeine Biologie der Universität Wien

## Band 88

## Inhalt

## 2. Heft

## Seite

|                                                                                                                                                                    |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| LUDWIG, W., FELIX BERNSTEIN† . . . . .                                                                                                                             | 161 |
| SCHIFFERDECKER, I., Untersuchungen über die Gattung <i>Pteris</i> , im besonderen die Zytologie ihrer apogamen Formen. Mit 16 Textabbildungen . . . . .            | 163 |
| EBERLE, P., Über das Vorkommen eines Viererringes und eines heteromorphen Bivalents in der Meiosis von <i>Episcia tessellata</i> LINDEN. Mit 6 Textabbildungen . . | 184 |
| RÖBBELEN, G., Untersuchungen an strahleninduzierten Blattfarbmutanten von <i>Arabidopsis thaliana</i> (L) HEYNH. Mit 25 Textabbildungen . . . . .                  | 189 |
| NAPP-ZINN, K., Untersuchungen zur Genetik des Kältebedürfnisses bei <i>Arabidopsis thaliana</i> . Mit 12 Textabbildungen . . . . .                                 | 253 |
| Kurze Mitteilungen                                                                                                                                                 |     |
| MAINX, F., Ein neues <i>vg</i> -Allel bei <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 1 Textabbildung . . .                                                               | 286 |
| MAINX, F., Ein Fall von doppelter Befruchtung bei <i>Drosophila ambigua</i> POM. . . . .                                                                           | 289 |

## Aufnahmebedingungen

Der Inhalt der Arbeit soll dem Gebiet der allgemeinen oder speziellen Genetik, der Cytogenetik, der Grenzfragen der Entwicklungsphysiologie und Genetik, der biophysikalischen Grundlagen der Genetik oder der experimentellen Evolutionsforschung angehören. Arbeiten aus den angewandten Gebieten der Tier- und Pflanzenzüchtung oder der Humangenetik werden nur aufgenommen, wenn die Ergebnisse auch für die Grundlagenforschung wichtig sind.

Die eingereichten Manuskripte müssen völlig druckfertig sein. Der Verlag übernimmt Korrekturkosten nur bis zur Höhe von 10% der Satzkosten. Die Manuskripte sind so kurz und übersichtlich wie möglich zu fassen. Außer der deutschen Sprache kann auch eine der anderen drei Kongreßsprachen verwendet werden.

Die für Petitsatz vorgesehenen Manuskriptteile sind am Rande mit einem senkrechten Strich und Hinzufügung des Buchstabens p zu kennzeichnen.

Autorennamen sind im Manuskript mit großen Buchstaben zu schreiben oder doppelt zu unterstreichen.

Lateinische Tier- und Pflanzennamen, Gensymbole und mathematische Formeln sollen *kursiv* gedruckt werden und sind im Manuskript gewellt zu unterstreichen, ebenso weitere Hervorhebungen im laufenden Text. Gesperrter Druck wird nicht ausgeführt.

Literaturhinweise sind im Text durch den Namen des Autors mit der Jahreszahl der Veröffentlichung, z.B. Sax 1947, anzuführen; am Schluß der Arbeit ist ein nach Autorennamen alphabetisch geordnetes Literaturverzeichnis zu geben, welches Titel der Arbeit, Titel der Zeitschrift, Bandzahl, Seitenzahl und Jahreszahl enthält; z.B. Sax, K.: Temperature effects on X-ray induced chromosome aberrations. *Genetics* 32, 75 (1947).

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, zu bevorzugen sind durch Strichätzung reproduzierbare Figuren. Diagramme sind als Bleistiftzeichnungen einzureichen. Abbildungsbeschriftungen sind ebenfalls nur mit Bleistift anzugeben. Die Abbildungen sind getrennt vom Text auf besonderem Bogen einzureichen. Die Abbildungsunterschriften gehören dagegen zum Text und sind dem Manuskript beizugeben.

# Ergebnisse der Physiologie

## biologischen Chemie und experimentellen Pharmakologie

Herausgegeben von O. Kraye, Boston, E. Lehnartz, Münster i. W., A. v. Muralt, Bern, H. H. Weber, Heidelberg.

*Soeben erschienen:*

Neunundvierzigster Band:

Mit 75 Abbildungen und 3 Porträts. III, 512 Seiten Gr.-8°. 1957.

Steif geheftet DM 98.—

Inhaltsübersicht: Albrecht Bethel. Von E. Fischer, Richmond/Virginia (USA). — Rudolf Höbert. Von W. Wilbrandt, Bern (Schweiz). — Klothilde Gollwitzer-Meier 1894—1954. Von K. Kramer, Göttingen. — Wasserdurchlässigkeit und Permeabilität der Capillarwände. Von E. M. Renkin, Bethesda/Md. (USA), und J. R. Pappenheimer, Boston (USA). — The Pituitary Growth Hormone and Metabolic Processes. By B. Ketterer, P. J. Randle and F. G. Young, Cambridge (England). — A Survey of the Energy Transformations in Living Matter. By H. A. Krebs and H. L. Kornberg, Oxford (England). With an appendix by K. Burton, Oxford (England). — The Biosynthesis of Porphyrins. By D. Shemin, New York (USA). — Das Coenzym A und seine biologischen Funktionen. Von F. Lynen und K. Decker, München. — The Relationship between Structure and Biological Activity: Some Fundamental Aspects. By A. Albert, Canberra (Australia). Namenverzeichnis. — Sachverzeichnis — Subject Index.

**Hermann Rein**

## Einführung in die Physiologie des Menschen

Zwölfte, berichtigte Auflage. Herausgegeben von Dr. Max Schneider, o. Professor der Physiologie, Direktor des Instituts für normale und pathologische Physiologie der Universität Köln. Mit 481 Abbildungen. XII, 685 Seiten Gr.-8°. 1956.

Ganzleinen DM 48.—

Inhaltsübersicht: 1. Teil: Die sog. vegetative Physiologie. I. Die Physiologie des Blutes. — II. Die Physiologie des Blutkreislaufes. — III. Die Physiologie der Atmung. — IV. Der Gesamtenergieumsatz des Körpers. — V. Der Wärmehaushalt des Menschen. — VI. Die Physiologie der Ernährung. — VII. Die Physiologie der Verdauung. — VIII. Nierenfunktion und Salz-Wasserhaushalt. — IX. Physiologie der Drüsen mit innerer Sekretion. — 2. Teil: Die sog. animalische Physiologie. X. Die Physiologie des peripheren Nerven. Entstehung, Fortpflanzung und Übertragung der Erregungen. — XI. Die Physiologie des Muskels. — XII. Die Physiologie des Rückenmarks. — XIII. Physiologie des peripheren vegetativen Nervensystems. — XIV. Physiologie des Hirnstamms. — XV. Physiologie des Zwischenhirns und der Stammganglien. — XVI. Physiologie des Kleinhirns. — XVII. Physiologie des Großhirns. — 3. Teil: Die Physiologie der Sinnesorgane. XVIII. Allgemeine Sinnesphysiologie. — XIX. Die somato-viscerale Sensibilität. — XX. Der Geschmackssinn. — XXI. Der Geruchssinn. — XXII. Das Gehör. — XXIII. Der Gesichtssinn. — Sachverzeichnis.

**SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG**